

JEN  
3868.a

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

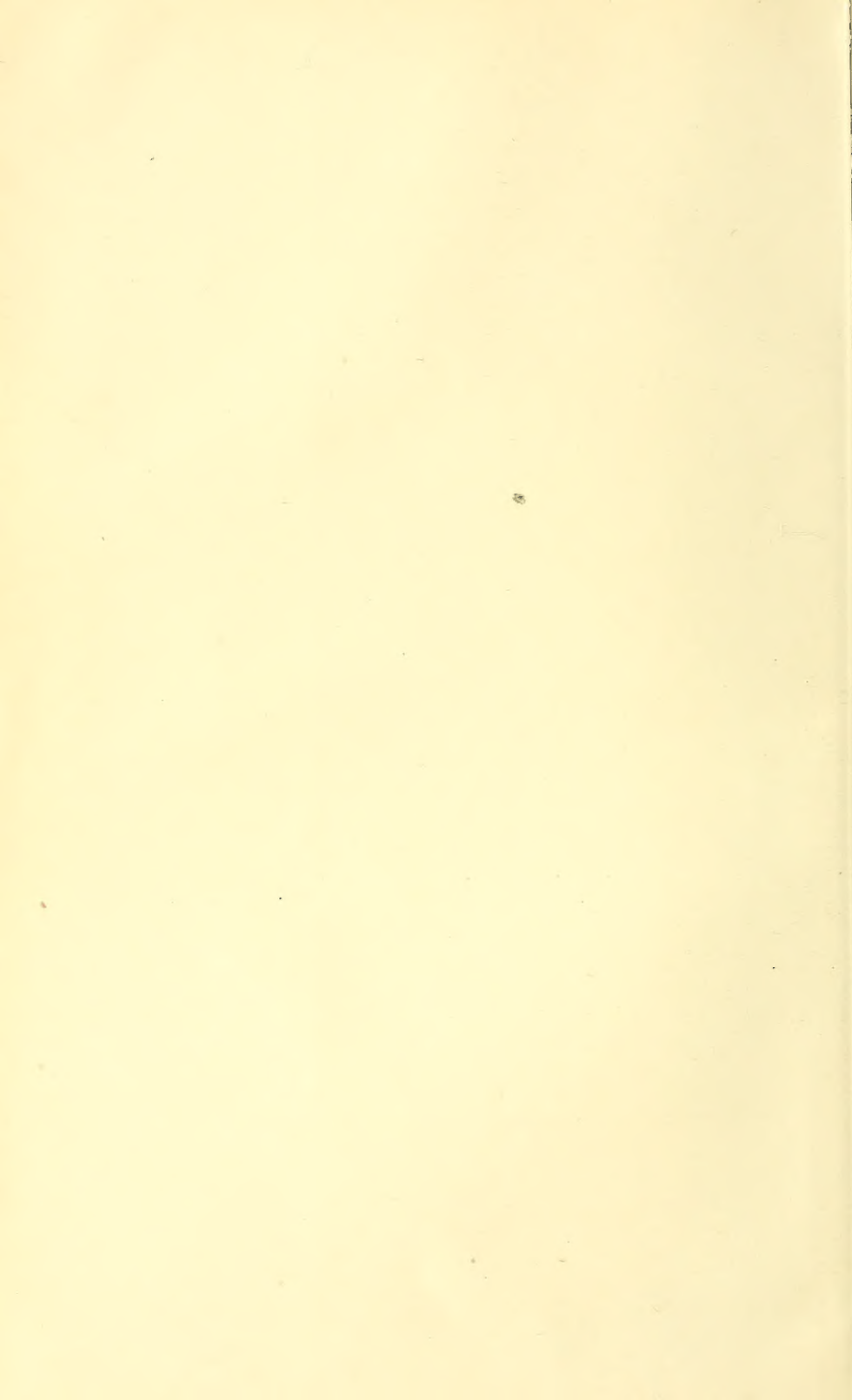
6692

Exchange

October 4, 1902 - June 3, 1903















Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

**Siebenunddreissigster Band.**

Neue Folge, Dreissigster Band.

Mit 33 Tafeln und 67 Abbildungen im Texte.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer  
1903.

27. 8. 22  
sept. 22

Uebersetzungsrecht vorbehalten.





# Inhalt.

	Seite
MÄNNICH, HERMANN, Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule von Eudypetes chrysocome. Mit Tafel I . . . . .	1
LEWIN, MAX, Ueber die Entwicklung des Schnabels von Eudypetes chrysocome. Mit Tafel II und III und 5 Figuren im Text . . . . .	41
BONNEVIE, KRISTINE, Abnormitäten in der Furchung von Ascaris lumbricoides. Mit Tafel IV—VI und 1 Figur im Text . . . . .	83
TEICMANN, ERNST, Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. Mit Tafel VII—X . . . . .	105 (10 not here)
THOMÉ, RICHARD, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten. I. Das Reticulum der Lymphknoten. Mit Tafel XI . . . . .	133
Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1901 erstattet von CHRISTIAN GÄNGE, d. Z. I. Vorsitzenden . . . . .	187
MÜLLER, ERNST, Zur Statistik der Aneurysmen . . . . .	201
LUBOSCH, WILHELM, Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Mit Tafel XII—XVI . . . . .	217
HÄCKER, VALENTIN, Ueber das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Mit Tafel XVII—XX und 16 Figuren im Text . . . . .	297
BOVERI, MARCELLA, Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Mit Tafel XXI—XXIII und 25 Figuren im Text . . . . .	401
CUNNINGTON, WILLIAM A., Studien an einer Daphnide, Simocephalus sima. Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems und der feineren Anatomie der Daphniden. Mit Tafel XXIV—XXVI und 6 Figuren im Text . . . . .	447
BACHMETJEV, P., Biologische Analogien bei schwimmenden p-Nitrotoluol-Kügelchen . . . . .	521
MARCINOWSKI, K., Das untere Schlundganglion von Distoma hepaticum. Mit Tafel XXVII . . . . .	544
LAASER, PAUL, Die Zahnleiste und die ersten Zahnanlagen der Selachier. Mit Tafel XXVIII und 13 Figuren im Text . . . . .	551
LONSKY, F., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Darmrohres und des Urogenitalsystems von Hyrax. Mit Tafel XXIX . . . . .	579
NEUHAUS, CARL, Die postembryonale Entwicklung der Rhabditis nigrovenosa. Mit Tafel XXX—XXXII und 1 Figur im Text . . . . .	653
FISCHER, ERICH, Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus vom Hyrax. Mit Tafel XXXIII . . . . .	691
Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1902 erstattet von WILHELM BIEDERMANN, d. Z. I. Vorsitzenden . . . . .	727





6692.

Jenaische Zeitschrift  
für  
**NATURWISSENSCHAFT**

herausgegeben  
von der  
medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

**Siebenunddreissigster Band.**

Neue Folge, Dreissigster Band.

Erstes Heft.

Mit 11 Tafeln und 6 Abbildungen im Text.

---

Inhalt.

- MÄNNICH, HERMANN, Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule von *Eudyptes chrysocome*. Hierzu Tafel I.  
LEWIN, MAX, Ueber die Entwicklung des Schnabels von *Eudyptes chrysocome*. Hierzu Tafel II und III und 5 Figuren im Text.  
BONNEVIE, KRISTINE, Abnormitäten in der Furchung von *Ascaris lumbricoides*. Hierzu Tafel IV—VI und 1 Figur im Text.  
TEICHMANN, ERNST, Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. Hierzu Tafel VII—X.  
THOMÉ, RICHARD, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten. I. Das Reticulum der Lymphknoten. Hierzu Tafel XI.  
Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1901 erstattet von CHRISTIAN GÄNGE, d. Z. I. Vorsitzenden.

---

Preis: 20 Mark.

Jena,  
Verlag von Gustav Fischer.  
1902.

# Eine Gesteinssammlung

von 100 versch.  
Arten, vornehmlich  
Vorkommen Thürin-  
gens, im Format

9:12 cm, aus frischem Material formatisiert (typisch), systematisch geordnet, für nur  
35 Mark zu verkaufen bei

H. Braun, Mineraloge in Bad-Thal in Thüringen.

---

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

---

**Ballowitz,** Dr. Emil, a. o. Professor der Anatomie an der Universität Greifswald, Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses (*Malopterurus electricus* Lacépède). Mit 7 lithographischen Tafeln und 3 Holzschnitten im Text. 1899. Preis: 24 Mark.

**Blochmann,** Dr. Friedrich, Professor an der Universität Tübingen, Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden.  
Erster Teil. Mit 7 Tafeln und 7 Blatt Erklärungen. 1892. Preis: 25 Mark.  
Zweiter Teil. Die Anatomie von *Discinisca Lamellosa* (Broderip) und *Lingula Anatina Bruguière*. Mit einem Atlas von 12 lithographischen Tafeln und 14 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 30 Mark.  
Preis: für das vollständige Werk: 55 Mark.

**Boveri,** Dr. Theodor, Professor an der Universität Würzburg, Zellen-Studien.  
Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1887. Mit 4 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1888. Mit 5 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. 1890. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark. — Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. 1901. Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark.

— Das Problem der Befruchtung. Mit 19 Abbildungen im Text. 1902.  
Preis: 1 Mark 80 Pf.

**Häcker,** Dr. Valentin, a. o. Professor in Freiburg i. Br., Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Mit 13 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 3 Mark.

— Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre.  
Mit 187 Abbildungen im Text. 1899. Preis: brosch. 7 Mark, geb. 8 Mark.

**Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.** Bearbeitet von

Professor Dr. BARFURTH in Rostock, Professor Dr. BRAUS in Heidelberg, Privatdocent Dr. BÜHLER, Zürich, Professor Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Professor Dr. FELIX, Zürich, Professor Dr. FLEMMING, Kiel, Professor Dr. FRORIEP, Tübingen, Professor Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Professor Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Professor Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Professor Dr. RICHARD HERTWIG, München, Professor Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Professor Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Privatdocent Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Professor Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFER, München, Professor Dr. MAURER, Jena, Professor Dr. MOLLIER, München, Privatdocent Dr. PETER, Breslau, Dr. H. POLL, Berlin, Professor Dr. ROSENBERG, Utrecht, Professor Dr. RÜCKERT, München, Professor Dr. SCHAUBLAND, Bremen, Professor Dr. STRAHL, Giessen, Professor Dr. WALDEYER, Berlin, Professor Dr. ZIEHEN, Utrecht. Herausgegeben von Dr. Oscar Hertwig, o. ö. Professor, Direktor des anatom.-biol. Instituts in Berlin. Vollständig in etwa 20 Lieferungen zu 4 Mark 50 Pf., die in rascher Folge erscheinen sollen. Bisher erschien Lieferung 1—5.

# Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule von *Eudytes chrysocome*.

Von

**Hermann Männich.**

(Aus dem Zoologischen Institute zu Leipzig.)

Hierzu Tafel I.

Gelegentlich des Aufenthaltes, den die deutsche Tiefsee-Expedition im Dezember des Jahres 1898 auf den Kerguelen nahm, wurde auch eine große Anzahl von Embryonen des auf diesen Inseln in gewaltigen Scharen lebenden *Eudytes chrysocome* gesammelt. Es waren dies, wie ich bei der Durcharbeitung der diesbezüglichen Litteratur gefunden habe, wohl die ersten wirklich gut konservierten Embryonen des *Eudytes*, welche zur Untersuchung gelangten, denn die von STUDER auf der Expedition der Gazelle gesammelten Embryonen waren mäßig konserviert worden, so daß sie sich zu eingehenderen, späteren Untersuchungen als untauglich erwiesen. Zu um so größerem Danke bin ich daher Herrn Professor CHUN verpflichtet, daß er mir die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelsäule gab und mir zu diesem Zwecke das kostbare Material in uneingeschränktem Maße zur Verfügung stellte.

## I. Methode.

Die Konservierung der Embryonen hatte teils mittelst einer 5-proz. Formaldehydlösung, teils mittelst 80-proz. Sublimatalkohols stattgefunden; beide Methoden haben gleich befriedigende Resultate geliefert.

Die Gesamtzahl der konservierten Embryonen betrug etwa 30—35 Exemplare, die sich auf sehr verschiedenen, zum Teil weit auseinanderliegenden Entwicklungsstufen befanden. Der kleinste Embryo hatte nur eine Länge von 3,5 cm erreicht,

während die Länge des größten nahezu 12 cm betrug. Die meisten Embryonen befanden sich schon in einem vorgeschrittenen Entwicklungsstadium und bewegten sich in den Größenverhältnissen von 6—12 cm Länge. Nur 4 Embryonen hatten noch nicht die Größe von 6 cm erreicht und gewährten mir daher die wertvollsten Aufschlüsse.

Leider bildeten die mir zur Verfügung stehenden Embryonen keine Entwicklungsreihe, welche auf große Vollständigkeit Anspruch machen konnte, denn wenn auch die Stadien innerhalb der Größenverhältnisse von 3,5 bis 12 cm vollzählig vorhanden waren, so fehlten doch bei der weit vorgeschrittenen Brutzeit jüngere Stadien, was ich öfters unangenehm empfunden habe, vor allem bei der Untersuchung der Halsregion. Nur mit Hilfe der ausgezeichneten Abhandlung von FRORIEP über die gleichen Verhältnisse bei Hühnerembryonen konnte ich hier zu einem einigermaßen befriedigenden Resultat gelangen.

Das Fehlen älterer Embryonen resp. schon ausgeschlüpfter Tiere war insofern unangenehm, weil meine Untersuchungen mitunter dadurch einen unerwünschten, jähen Abschluß fanden, wie dies namentlich bei der Untersuchung über die Verknöcherung des Sternums der Fall war.

Die jüngsten Embryonen besaßen noch kein Federkleid, waren aber sonst äußerlich völlig ausgebildet. Die Lage des Körpers war bei den kleinsten Embryonen eine sehr stark gekrümmte, bei den größeren dagegen eine mehr gestreckte geworden.

Aus dem mir zur Verfügung stehenden Material stellte ich mir mit Hilfe von genauen Messungen eine fortlaufende Entwicklungsreihe zusammen, die folgende Größen umfaßte:

I.	Stadium	3,5	cm	Länge	(A)
II.	„	4,7	„	„	(B)
III.	„	5,8	„	„	(C)
IV.	„	6,3	„	„	
V.	„	6,9	„	„	(D)
VI.	„	7,5	„	„	
VII.	„	8,6	„	„	(E)
VIII.	„	11,8	„	„	(F)

Die eingeklammerten Buchstaben A—F beziehen sich auf die Benennungen, welche LEWIN (1901) für die betreffenden Stadien anwendete.



Zwischen die Stadien VII und VIII noch ein Zwischenstadium einzuschieben, erwies sich als nicht notwendig. Die Entwicklung, welche namentlich von dem II.—VI. Stadium einen etwas rapiden Verlauf aufwies, verlangsamte sich bei den größeren Stadien, so daß daher wesentliche Unterschiede mit Ausnahme der Ossifikation sich zwischen den beiden letzten Stadien nicht konstatieren ließen.

Die Messung geschah mittelst eines biegsamen Meßbandes, welches an der Schnabelwurzel angelegt und über die Krümmung des Halses und Rückens hinweg bis zur äußersten Schwanzspitze geführt wurde.

Alsdann wurden die ausgewählten Embryonen teils einzeln, teils in Gruppen von 2 oder 3 Exemplaren photographiert. Um nun später mit Hilfe der Photographie die ursprünglichen Größenverhältnisse der einzelnen Tiere wiederherstellen zu können, wurde gleichzeitig mit jedem Embryo ein Stück Meßband mitphotographiert.

Die Photographien der wichtigsten hier in Betracht kommenden Embryonen habe ich dieser Abhandlung beigelegt.

Da die Embryonen nun ihrer meist sehr beträchtlichen Größe halber unmöglich in unzerteiltem Zustande in Schnittserien zerlegt werden konnten, so trennte ich dieselben zunächst den verschiedenen Regionen der Wirbelsäule entsprechend in 3—5 Teile, die ich in Paraffin überführte. Ich fertigte hauptsächlich Sagittalschnitte an, die für meine besonderen Zwecke am instruktivsten waren; daneben natürlich auch Quer- und Frontalschnittserien. Die Dicke der Schnitte betrug gleichmäßig 10  $\mu$ . Die Schnitte wurden mittelst Hämalaun gefärbt und in Balsam aufgestellt.

## II. Litteratur.

Die Litteratur über die Osteologie der Pinguine ist wenig umfangreich und bezieht sich noch dazu ausschließlich auf die Osteologie der ausgewachsenen Pinguine. Etwas Entwicklungsgeschichtliches ist kaum vorhanden.

Die erste Arbeit über die Anatomie der Pinguine hat REID in den *Proceed. Royal Soc.* 1835 veröffentlicht unter dem Titel „*Anatomical Description of the Patagonian Penguin*“.

Leider war es mir nicht möglich, dieses Werk in den hiesigen Bibliotheken erhalten zu können, doch aus den Angaben

der späteren Forscher ersah ich, daß es sich nicht um eine Darstellung der Entwicklung handelt, sondern um eine rein anatomische Beschreibung, die für meine Untersuchungen keine allzugroße Bedeutung haben dürfte.

Eine Ergänzung dieser Abhandlung waren die von BRANDT in *Mémoires de l'Académie des Sciences de St. Pétersbourg* unter dem Titel „Beiträge zur Kenntniss der Naturgeschichte der Vögel“ herausgegebenen Untersuchungen.

Eine etwas später erschienene Schrift von HYAT, betitelt „Catalogue of the Ornithological Collection of the Boston Society of Natural History“. 1871, befaßte sich hauptsächlich mit der systematischen Stellung der verschiedenen Pinguinarten zu einander.

Kurz nach dem Erscheinen dieses Werkes veröffentlichte COUES in *Proc. Acad. Natur. Sci. Philad.* 1872 unter dem Titel „Material for a Monograph of the Spheniscidae“ eine Arbeit, in der er sich zwar sehr eingehend mit der Osteologie der ausgewachsenen Pinguine befaßt, dagegen die embryonale Entwicklung ganz unbesprochen läßt.

Die 5 Jahre später im *Journal de Zoologie*, T. VI, 1877, unter dem Titel „Ostéologie et myologie des manchots ou Sphéniscidés“ erschienene Schrift von GERVAIS und ALIX enthält eine Beschreibung der osteologischen und myologischen Verhältnisse bei *Eudyptes chrysolopha*. Die Osteologie ist etwas oberflächlich behandelt, dagegen befassen sich die Autoren eingehender mit der Myologie. Sie erwähnen das Auftreten opisthocöler Brustwirbel und ferner das Vorhandensein rudimentärer zweiteiliger Hypapophysen in der Schwanzregion. GERVAIS und ALIX haben auch Untersuchungen an Embryonen des *Eudyptes* vorgenommen. Es müssen ihnen aber nur sehr wenige und noch dazu große Exemplare zur Verfügung gestanden haben, da die Untersuchung eine Verwachsung der Schwanzwirbel ergab, ein Verhalten, das nur für die ältesten Stadien zutrifft.

Die erste eingehende Beschreibung des anatomischen Baues der Pinguine erschien im Jahre 1883 in den Berichten über die Ergebnisse der Challenger-Expedition. Der Untersucher, WATSON, beschäftigte sich aufs eingehendste mit der Anatomie der verschiedensten Pinguinarten. Seine Hauptuntersuchungen nahm er an dem Skelet des *Eudyptes chrysocome* vor, und er benutzte die hierbei gewonnenen Resultate als Ausgangspunkt einer Vergleichung der verschiedensten Pinguinarten, deren er habhaft

werden konnte. Leider stammten sämtliche von ihm untersuchten Skelete von ausgewachsenen Pinguinen, embryonale Stadien scheint er dagegen gar nicht in die Hände bekommen zu haben, da er ihrer nirgends Erwähnung thut. Die ganze Beschreibung ist in äußerst erschöpfender und gewissenhafter Weise verfaßt.

In dem Bericht über die Expedition der Gazelle macht STUDER einige Angaben über die Entwicklung von *Eudyptes chrysocome*. Mit Ausnahme seiner Schilderung der Entwicklung der Federn ist aber das Ergebnis wegen der nur lückenhaft vorhandenen Stadienreihe und vor allem wegen des durch mangelhafte Konservierung unbrauchbar gewordenen Materiales als ein wenig befriedigendes zu bezeichnen.

4 Jahre nach dem Erscheinen des Werkes von WATSON veröffentlichte v. MENZBIER eine Abhandlung, die den Titel führt „Vergleichende Osteologie der Pinguine in Anwendung zur Haupteinteilung der Vögel“. Das Werkchen blieb längere Zeit außerhalb der russischen Sprachgrenze unbekannt, und erst nach einer — freilich mangelhaften — Uebersetzung in die deutsche Sprache fand es die gebührende Beachtung. Es ist wohl nächst der Arbeit WATSON's die eingehendste Beschreibung dieses bisher so wenig erschlossenen Gebietes. v. MENZBIER stellte zunächst an dem Skelet des *Eudyptes chrysocome* Untersuchungen an, deren Befund sich im wesentlichen mit den Angaben WATSON's deckt. Der Hauptzweck seiner Abhandlung gilt nun aber nicht dieser Untersuchung, sondern er bemüht sich, auf Grund seiner und WATSON's Untersuchungen der verschiedensten Arten von Pinguinen der eigenartigen Stellung der letzteren im System eine neue Beleuchtung zu geben, und man darf wohl sagen, daß er dies Ziel in ansprechender Weise zu erreichen sucht.

Am Beginn seiner Arbeit giebt v. MENZBIER zunächst eine ausführliche Zusammenstellung einer Anzahl die Pinguine betreffender Abhandlungen, der ich manchen Hinweis verdanke.

Diesen Litteraturangaben läßt v. MENZBIER eine sehr eingehende Beschreibung der osteologischen Verhältnisse sowohl bei dem erwachsenen Pinguin als auch bei dem jugendlichen folgen, die sich, wie ich schon oben erwähnt habe, fast ganz mit den Angaben WATSON's deckt.

Hauptsächlich untersuchte er Skelete von *Eudyptes chrysocome* und knüpfte daran, ähnlich wie WATSON es gethan hat, Vergleiche mit den Skeleten einer ganzen Anzahl von anderen

Pinguinarten. Am Schlusse seiner Ausführungen streift er noch mit kurzen Worten das Gebiet der fossilen Pinguine und schildert alsdann in scharfsinniger Weise die eigenartige Sonderstellung, welche die Pinguine im System der Vögel einnehmen. Hinweisend auf einige noch bei dem ausgewachsenen Pinguin vorhandene Züge, die eine Annäherung an die Charaktereigentümlichkeiten des Skelets fossiler und recenter Reptilien zeigen, stellt er die Pinguine als eine ganz gesonderte Unterklasse der Vögel hin, die sich schon zu einem sehr weit zurückliegenden Zeitpunkte von dem allgemeinen Vogelstamme losgelöst haben muß und durch die völlig isolierte Entwicklung einige von den Vorfahren ererbte Sonderheiten und Uebergänge im Bau ihres Skeletsystemes bis jetzt noch sich bewahrt hat. Einfügen will ich hier, daß ich bei der Untersuchung der Embryonen eine noch größere Anzahl von Eigenheiten des Skelets gefunden habe, die ich auf Grund der Arbeiten von MARSH, RATHKE, GEGENBAUR und BRONN als reptilienähnliche Charaktere bezeichnen muß. Ich werde im Texte auf jeden solchen Fall speciell hinweisen und am Schlusse dieser Abhandlung diesen interessanten Punkt noch einmal kurz berühren.

Von den anderen, von mir benützten Werken sind namentlich hervorzuheben GEGENBAUR's „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere“, BRONN's „Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Band Vögel“, von GADOW bearbeitet, und ferner noch „Die Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Hühnerembryonen“ von FRORIEP. Diese letztere Abhandlung konnte ich leider nicht in dem ausgedehnten Maße zu meinen Untersuchungen heranziehen, wie ich gehofft hatte, da FRORIEP nur ganz frühe Stadien beschreibt und das letzte von ihm beschriebene Stadium ungefähr mit meinem jüngsten Stadium in eine gleiche Entwicklungsperiode fällt. Trotzdem hat mir gerade diese Arbeit ganz außerordentliche Dienste geleistet, namentlich gab sie mir einen interessanten Aufschluß betreffs der Stellung, den die Hypochordalspange den knorpeligen Halswirbeln gegenüber einnimmt. Ich werde auf diese Verhältnisse bei Besprechung der Halsregion wieder zurückkommen.

Die anderen in dem Litteraturverzeichnis aufgeführten Arbeiten sind von mir meist zur Ergänzung der oben erwähnten Werke und der allgemeinen Uebersicht halber durchgearbeitet worden, und es erübrigt sich daher eine eingehende Besprechung derselben an dieser Stelle, da sie später im Text erwähnt werden sollen.



### III. Eigene Ergebnisse.

Was die von mir selbst angestellten, speciellen Untersuchungen betrifft, so teilte ich mir das ganze zu bearbeitende Gebiet in vier Abschnitte ein.

Ich begann mit der Untersuchung der Halsregion, an welche sich dann die der Brustregion einschließlich der Rippen anschloß. Der Entwicklung des Sternums konnte ich nur geringe Aufmerksamkeit zuwenden, da seine Entwicklung im Zusammenhang mit der des Schultergürtels und der Vorderextremitäten von anderer Seite dargestellt werden soll und ich daher den größten Teil des vorhandenen Materials an embryonalen Brustbeinen in andere Hände geben mußte. Obwohl das Sternum ein costales Gebilde ist, welches durch die Verbreiterung und Verschmelzung der ventralen Rippenenden entsteht, so ist doch der Einfluß, den Schultergürtel und Sternum sowohl während der Entwicklung als auch später aufeinander ausüben, ein so bedeutungsvoller, daß beide besser gemeinsam untersucht werden müssen.

Nach der Untersuchung der Brustregion folgte die der Beckenregion, die sich nicht allein auf die Untersuchung der Beckenwirbel beschränkte, sondern sich natürlich auch auf die den Beckengürtel bildenden Knochen, die Ossa ilei, ischii und pubis ausdehnte.

Die Untersuchung der Schwanzregion machte den Beschluß, und ihrer Untersuchung verdanke ich wohl die wertvollsten Resultate.

Zum Schluß will ich noch hinzufügen, daß ich innerhalb eines jeden der eben angeführten vier Abschnitte die Ergebnisse der Untersuchungen nach den einzelnen Stadien, wie ich sie in der oben zusammengestellten Stadienreihe dargestellt habe, ordnete.

#### 1. Halsregion.

Während bei dem jüngsten Stadium des *Eudytes chrysocome* Kopf und Extremitäten bereits völlig die spätere Gestalt aufwiesen, konnte ich bei der Untersuchung der sagittalen Schnittserie konstatieren, daß die Wirbelsäule noch lange nicht einen der äußeren Ausbildung entsprechenden Grad der Entwicklung erreicht hatte. Die einzelnen Wirbel hatten sich zwar schon völlig in dem sie umgebenden Bindegewebe knorpelig differenziert,

aber ihre definitive Gestaltung war damit noch lange nicht abgeschlossen.

Das Entstehen und die Vereinigung des primären Bogenknorpels und des sekundär sich bildenden Wirbelkörperknorpels, wie es FRORIEP an Hühnerembryonen verfolgt und anschaulich geschildert hat, konnte ich hier nicht mehr beobachten, da beide bereits verschmolzen waren. Die beiden Bogenhälften des Atlas haben sich dorsal noch nicht vereinigt, während diese Verschmelzung bei allen folgenden Wirbeln bereits eingetreten ist. Ich kann mir dies eigentümliche Verhalten des Atlas nicht erklären und habe auch nirgends in der Litteratur eine Angabe über diesen Gegenstand gefunden. Gemäß der cranial-caudalwärts fortschreitenden Entwicklung müßte diese Verschmelzung mindestens mit der Vereinigung der beiden Bogenhälften des 2. Halswirbels zeitlich zusammenfallen, was, wie gesagt, hier keineswegs der Fall ist. Es ist leicht möglich, daß die tief eingreifende Störung in der Entwicklung, welche durch die Umbildung des eigentlichen Körpers des Atlas zu dem Processus odontoideus des 2. Halswirbels bewirkt wird, an der oben beschriebenen Verzögerung des Verschmelzungsprozesses bedeutenden Anteil hat.

Die Chorda nimmt bei dem jüngsten Stadium noch den größten Teil des Wirbelkörpers ein und wird intervertebral nur sehr wenig eingeschnürt. Sie tritt ventralwärts der Spitze des Processus odontoideus aus, erstreckt sich tief ins Os occipitale hinein und endigt dort mit einer stumpfen Spitze.

Die Verschmelzung des Processus odontoideus mit dem Körper des 2. Wirbels ist noch nicht völlig vollzogen: ich konnte deutlich die Trennungslinie zwischen den beiden Körperknorpeln durch mehrere Stadien hindurch verfolgen. Sie markiert sich bei dem jüngsten Stadium besonders stark durch eine dorsal sich einsenkende tiefe Sutura, von deren Grund aus die Trennungslinie zunächst ventralwärts verläuft, dann, etwas bogenförmig cranialwärts umbiegend, in der Mitte des cranialen Endes des Wirbels endigt, und zwar etwas dorsal von der Artikulationsstelle des unteren Atlasbogens mit dem später noch zu erwähnenden Intercentrum. Die Verschmelzung schreitet dann später ziemlich rasch vorwärts, und auf dem größten Stadium sind nur durch die eigentümliche, konzentrische Anordnung der Knorpelzellen innerhalb der beiden Körperknorpel diese als ursprünglich nicht zu einander gehörende Elemente zu erkennen.

Beide haben bekanntlich auch eigene Verknöcherungscentra, wie ich ebenfalls konstatiert habe.

Bevor ich nun zur Beschreibung des von mir gefundenen Intercentrums des 2. Halswirbels übergehe, will ich erst kurz rekapitulieren, was FRORIEP (1883) und GADOW über diesen Punkt berichten. Letzterer beschränkt sich (p. 943) bei seiner Schilderung nur auf verhältnismäßig wenige Bemerkungen und hat anscheinend wenig oder gar keine eigenen Untersuchungen angestellt, denn er citiert nur PARKER's Bemerkungen, der aber ebenfalls keine umfassenden Untersuchungen an embryonalen Stadien bezüglich dieses Punktes angestellt hat, sondern sich mit der Aufzählung einiger weniger Vögel begnügt, bei denen er rudimentäre Intercentra gefunden hat. Ueber die Entstehung derselben schreibt er überhaupt nichts, und was er über ihre Verschmelzung mit dem dazu gehörigen Wirbelkörper berichtet, ist falsch. Nach seiner Darstellung (p. 943) verknöchern die Intercentra zunächst, und erst nach beendetem Ossifikationsprozeß verschmelzen sie mit dem Wirbelkörper. Wie GADOW zu diesen Behauptungen kommt, ist mir unverständlich, da gerade das gegenteilige Verhalten, wie ich noch darlegen werde, Platz greift.

Anders lauten die Angaben von FRORIEP. Nach seiner Darstellung besteht das erste Zeichen der Bildung eines jeden Wirbels zunächst in dem Auftreten eines Bogenknorpels (83, p. 220). Derselbe ist hufeisenförmig und wird von zwei symmetrischen Bogenstücken gebildet, welche Chorda und Rückenmark lateral umspannen, dorsal aber noch nicht geschlossen sind. Ventralwärts stehen sie durch eine unter der Chorda verlaufende Spange in Verbindung, welcher FRORIEP den Namen „hypochordale Spange“ gegeben hat. Wir werden sehen, welche wichtige Rolle sie bei der Entstehung der Intercentra spielt. Kurze Zeit nach der Bildung dieses Bogenknorpels tritt auch die Anlage des Wirbelkörpers hervor. Er stellt einen unpaaren Herd von chondrogenem Gewebe dar, welcher cranialwärts bis nahe an die hypochordale Spange des Bogenknorpels heranreicht. Seine Entstehung vermochte FRORIEP nicht aufzuklären; er hält indessen die Anlage des Wirbelkörpers nicht für eine sekundär von der hypochordalen Spange ausgehende Bildung, sondern glaubt eine selbständige Differenzierung im perichordalen Gewebe annehmen zu dürfen.

Das Wachstum der beiden Bestandteile des späteren Wirbels

geht nun in normaler Weise vor sich. Die hypochordale Spange bleibt nur an den beiden ersten Halswirbeln in voller Ausdehnung bestehen, während sie an allen anderen Halswirbeln nach und nach wieder völlig schwindet (p. 221). Der Körperknorpel ist kräftig weiter gewachsen und verschmilzt nunmehr mit dem cranialwärts gelegenen Bogenknorpel, so daß sich jetzt der Wirbel in seiner späteren Gestalt präsentiert.

Was geschieht nun mit den beiden hypochordalen Spangen, die sich am 1. und 2. Halswirbel erhalten haben? Auch diese Frage beantwortet FRORIEP in eingehender Weise. Die hypochordale Spange des 1. Bogenknorpels bildet den unteren Bogen des Atlas. RATHKE (48, p. 78) nennt diesen Teil des Atlas das ventrale Schlußstück. GADOW bezeichnet ihn als das Intercentrum des Atlas (p. 944) und läßt dasselbe mit einem selbständigen Kern ossifizieren.

Was die hypochordale Spange des 2. Halswirbels betrifft, so wandert sie nach FRORIEP, während der Bogenknorpel caudalwärts dem Körperknorpel entgegenwächst, ein wenig cranialwärts und wird zum Intercentrum des 2. Halswirbels. FRORIEP wendet zwar den von vielen anderen Forschern oft gebrauchten Ausdruck Intercentrum nirgends an, aber aus seinen Beschreibungen und Abbildungen geht klar hervor, daß er nur eine andere Bezeichnung braucht.

Als erster hat JÄGER (p. 537) darauf hingewiesen, daß der vordere, ventrale Abschnitt des 2. Wirbels, auf dem der Atlas artikuliert, nicht ein Bestandteil des Körpers des 2. Wirbels ist, sondern ein besonderes Element darstellt. Er kommt zu diesem Schluß auf Grund des Vorhandenseins eines von ihm gefundenen Verknöcherungsherdes in dem geschilderten vorderen Abschnitt des 2. Wirbels.

Den unteren Bogen des Atlas hält RATHKE (48, p. 78) für einen modifizierten, unteren Dornfortsatz, für das Rudiment eines Hämbogens, in welcher Deutung ihm JÄGER beistimmt.

Was nun das Ergebnis meiner Untersuchungen betrifft, so kann ich für den 2. Halswirbel die Angaben FRORIEP's bestätigen, vermag aber für den Atlas keinen Entscheid zu fällen, denn einerseits war die Verschmelzung des ventralen Atlasbogens mit den lateralen Bögen bereits erfolgt, so daß nicht einmal eine schwache Trennungslinie auf das ursprüngliche, gesonderte Verhalten der drei Knorpelstücke hinwies, andererseits fällt der Beginn der Ossifikation des Atlas in eine so späte Periode der



embryonalen Entwicklung, daß meine ältesten Stadien nicht mehr ausreichen, das Auftreten eines gesonderten Verknöcherungspunktes in dem ventralen Bogen des Atlas zu konstatieren.

Während auf dem ältesten von mir untersuchten Stadium von 11,8 cm Länge die Verknöcherung der Wirbelkörper vom 2. Halswirbel ab bis zum letzten Schwanzwirbel schon große Fortschritte gemacht hat, ist der Atlas noch vollkommen frei von Ossifikation geblieben. Es ist dies kein abweichendes Verhalten, denn bekanntlich verknöchern die Neuralbogen erst sehr spät und somit auch der Atlas, der ja nur aus den Bogenknorpeln und der hypochondralen Spange besteht.

Daß die Verknöcherung dieser letzteren nicht gleichzeitig mit der Verknöcherung der übrigen Wirbel stattfindet, ist auch ein normales Verhalten, da die Intercentra an und für sich später verknöchern als die dazu gehörigen Wirbelkörper, wie ich an dem Intercentrum des 2. Halswirbels sowie an denen der Schwanzregion konstatieren konnte. Bei diesen konnte ich nur geringe Spuren der beginnenden Ossifikation wahrnehmen, während die Verknöcherung der Wirbelkörper in vollem Gange ist, und auch an dem Processus odontoideus geringe Spuren einer Verknöcherung auftreten.

Ich will nun zur Beschreibung des von mir am 2. Halswirbel gefundenen Intercentrums übergehen, indem ich auf Fig. 1 verweise, die nach einem Sagittalschnitt der Halsregion des jüngsten Stadiums gefertigt ist. Wie ich schon oben erwähnte, ist die Verschmelzung des 2. Wirbels mit seinem Processus odontoideus noch keine völlige. Die noch deutlich sichtbare Trennungslinie verläuft zunächst in ventraler Richtung abwärts, um dann in leichter Krümmung cranialwärts gegen den ventralen Atlasbogen umzubiegen. Zwischen den letzteren und den 2. Wirbelkörper schiebt sich ein dreieckiges Knorpelstück ein, welches durch eine deutliche, schräg caudalwärts gerichtete Suture von dem Epistropheus getrennt ist. Der größte Teil seiner cranialwärts gelegenen Fläche bildet sich allmählich zur Artikulationsstelle mit dem ventralen Atlasbogen aus.

Schon bei Beginn meiner Untersuchungen erregte dieses eigentümliche Knorpelstück meine Aufmerksamkeit, ohne daß ich freilich über seine Bedeutung mir klar geworden wäre. Erst durch die Untersuchung der bei dem gleichen Stadium in der Schwanzregion vorhandenen Intercentra oder Hypapophysen fiel

mir ihre Aehnlichkeit mit dem von mir nunmehr als ein Intercentrum erkannten vorderen, ventralen Knorpelstück des 2. Halswirbels auf. Da nach GEGENBAUR bekanntlich die Entwicklung der Wirbel cranial-caudalwärts erfolgt, so war das Intercentrum in der Halsregion viel weiter entwickelt als die Hypapophysen in der Schwanzregion des gleichen Stadiums. Hätte ich nur einige um 1—3 Tage jüngere Stadien zur Verfügung gehabt, so würde ich auch hier ohne Zweifel an dem 2. und jedenfalls auch an dem 1. Halswirbel die Entwicklung der Intercentra so haben verfolgen können, wie mir dies bei denen der Schwanzregion gelungen ist.

Ueber das Schicksal der hypochordalen Spange bei den anderen Halswirbeln schreibt FRORIEP (p. 221), daß sie sich allmählich zurückbildet und schließlich völlig verschwindet. Ich kann dies bestätigen, da ich an keinem der folgenden Wirbel mit Ausnahme der später noch zu schildernden Schwanzwirbel auch nur die geringsten Spuren einer Anlage von Hypapophysen gefunden habe.

Wie oberflächlich GADOW gerade diese Verhältnisse untersucht hat, geht aus einer kurzen Bemerkung hervor, die er p. 944 macht. Er sagt, PARKER habe bei *Casuaris*, *Apteryx* und verschiedenen jungen *Carinaten* auch Intercentra an den beiden Halswirbeln gefunden. Wäre ihm die Arbeit FRORIEP's bekannt gewesen, oder hätte er eigene embryologische Untersuchungen über diesen Gegenstand angestellt, so würde er wohl diese Bemerkung PARKER's ergänzt und berichtigt haben. PARKER's Äußerungen scheinen darauf hinzudeuten, daß die Intercentra an den beiden ersten Halswirbeln nur einer verhältnismäßig sehr geringen Anzahl von Vögeln zukommen, der Mehrzahl derselben jedoch fehlen. Vergegenwärtigt man sich nun an der Hand der Untersuchungen FRORIEP's die Bildung der Intercentra aus der hypochordalen Spange, so müßten bei einem Fehlen der Intercentra auch die beiden hypochordalen Spangen das gleiche Schicksal erlitten haben wie die der anderen Wirbel. Bei dem 2. Wirbel würde nun zwar das Fehlen des Intercentrums von keinem allzugroßen Einfluß auf die weitere Ausbildung des Wirbels sein, da die Funktion einer Artikulationsfläche für den unteren Bogen des Atlas auch von dem vorderen ventralen Teil des Körpers oder auch von dem sich ventral ausdehnenden *Processus odontoideus* versehen werden könnte.

Dies letztere hat FRORIEP an Rindsembryonen festgestellt (Beobachtungen an Säugetierembryonen, p. 143).

Ganz anders verhält es sich mit dem Atlas. Bei der Reduktion seiner hypochondralen Spange würden die beiden Bogenknorpel ihrer Verbindungsbrücke beraubt sein, und der ganze Apparat würde seine Festigkeit verlieren, gleichzeitig würde auch dadurch seine Gelenkfunktion eine illusorische sein.

Da nun aber bei jedem Vogel die Atlasbogen ventral geschlossen sind und es nicht anzunehmen ist, daß zur Erzielung des gleichen Zweckes bei einem Teil der Vögel die hypochondrale Spange erhalten bleibt und den Atlasbogen ventral schließt, während sie bei einem anderen Teil der Vögel durch ein an ihre Stelle tretendes sekundäres Knorpelgewebe ersetzt werden müßte, so vermute ich, daß bei allen Vögeln an den beiden ersten Halswirbeln Intercentra ausgebildet werden und die geschilderten Funktionen übernehmen.

Bevor ich die Darstellung der Intercentra beendige, will ich noch auf eine frühere Bemerkung zurückkommen, welche die abweichenden Angaben GADOW's über die Verknöcherung der Intercentra betrifft. Derselbe erklärt p. 943, daß die Intercentra zunächst ganz verknöchern und dann erst mit den inzwischen gleichfalls verknöcherten Wirbelkörpern verschmelzen. Ich bin zu einem ganz entgegengesetzten Resultate gelangt, insofern ich die Intercentra des 2. Halswirbels und der Schwanzregion auch dann noch knorpelig fand, als die Wirbelkörper bereits zu verknöchern begannen. Erst auf dem Stadium VIII, dessen Wirbelkörper schon reichlich zur Hälfte verknöchert sind, zeigen die Intercentra die ersten Anfänge einer Ossifikation, die mit der später noch zu erwähnenden Einwucherung von Blutgefäßen Hand in Hand geht. Inzwischen ist aber die Verschmelzung der Intercentra mit den Wirbelkörpern erfolgt, so daß auf den älteren Stadien eine Trennungslinie oder auch nur eine Andeutung einer solcher nicht mehr vorhanden ist. Entgegen der Ansicht GADOW's erfolgt also die Ossifikation der Intercentra erst nach ihrer Verschmelzung mit dem Wirbel.

Ueber die morphologische Bedeutung ist noch nichts Sicheres bekannt.

GADOW giebt an (p. 944), daß es ihm nicht bekannt ist, ob Intercentra auch an anderen Wirbeln als an den beiden Halswirbeln und einigen Schwanzwirbeln vorkommen. Ich konnte, wie gesagt, bei *Eudytes chrysocome* auch nur an den oben

erwähnten Wirbeln Intercentra konstatieren, an den Schwanzwirbeln freilich in ganz außerordentlich großer Zahl, wie ich später zeigen werde.

Ueber die weitere Entwicklung der Halswirbel ist nicht mehr viel hinzuzufügen. Es treten nur noch ganz unbedeutende Veränderungen ein, die sich hauptsächlich auf die Bildung der *Superficies articulares* beziehen. Diese legen sich bei dem jüngsten Stadium noch völlig plan gegeneinander, und erst allmählich entsteht die Artikulation, indem die caudal gerichteten *Superficies articulares* eine seichte Konkavität bilden, in welcher der nachfolgende Wirbel mit schwach konvexer Gelenkfläche artikuliert.

Es bleibt nun nur noch übrig, betreffs des Verhaltens der Chorda einiges hinzuzufügen, sowie das Eintreten und den Verlauf der Verknöcherungen zu verfolgen. Bekanntlich büßt die Chorda von dem ersten Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule ab allmählich ihre Funktion als ein stützender Stab ein und geht schließlich in ihrer ganzen Ausdehnung zu Grunde. FRORIEP hat nun bei seinen Untersuchungen von Hühnerembryonen (p. 222) im Gegensatz zu den Angaben JÄGER's gefunden, daß das *Ligamentum suspensorium* nicht einer Umwandlung der centralen Chordazellen sein Dasein verdankt, sondern daß der aus dem primitiven Wirbelbogen abgesonderte, perichordale Faserring sich zu einem der Chordascheide innig anlegenden, straff von Körper zu Körper gespannten *Ligamentum suspensorium* differenziert hat.

Diese Frage ist außerordentlich schwer zu entscheiden, wie ich mich durch eigene Beobachtung überzeugt habe. An einem Teil der Halswirbelsäule des Stadiums VIII, welches in Frontalschnitte zerlegt wurde, beobachtete ich folgendes Verhalten der Chorda und des *Ligamentum suspensorium*. Erstere besteht, da sie von beiden Seiten her schon außerordentlich stark der Reduktion anheimgefallen war, aus einem schmalen Band. Sie bildet auch keinen fortlaufenden Strang mehr, sondern ist an vielen Stellen intervertebral abgeschnürt. Diese Trennung der Kontinuität des Chordagewebes ist auch bei den beiden Wirbelkörpern eingetreten, nach welchen die in Fig. 3 dargestellte Zeichnung eines Frontalschnittes angefertigt ist.

Bezüglich des Verlaufes resp. der Entstehung des *Ligamentum suspensorium* habe ich hier folgende Beobachtungen gemacht. In dem centralen Teil der Artikulation beider Wirbel sind diese



durch eine Brücke verbunden, welche von langgestreckten Zellen gebildet wird und den Raum zwischen den beiden reduzierten Enden der Chorda völlig ausfüllt. Besonders fiel mir die Gestalt und die eigentümliche Anordnung dieser Zellen auf. Sie besitzen einen langen, spindelförmigen Kern, der nur selten etwas gekrümmt ist. Durch diese Merkmale unterscheiden sie sich bedeutend von den neben ihnen liegenden Knorpelzellen mit ihren kleinen rundlichen Kernen. Sie liegen ebenso wie diese in einer homogenen, sich durch Hämalaun nur ganz schwach färbenden Grundsubstanz. Was nun ihre Lagerung betrifft, so könnte man diese am besten mit einem Kegel vergleichen, dessen Spitze das Ende der Chorda berührt, während seine breite Fläche der Gelenkfläche des dazu gehörigen Wirbels zugekehrt ist und mit der ihm gleichfalls zugewendeten, breiten Fläche des dem benachbarten Wirbel angehörenden Kegels verschmilzt. Die Zellen verlaufen nun nicht in gerader, der Achse der Chorda entsprechender Richtung, sondern sie sind in Reihen fächerförmig angeordnet, verlaufen in leichter Krümmung nach den Gelenkflächen hin und verlieren sich dort in dem die letzteren bekleidenden Bindegewebe. Dies letztere ist nicht mit dem Ligamentum intervertebrale zu verwechseln, welches auf der Zeichnung ebenfalls dargestellt und deutlich von dem oben erwähnten Bindegewebe noch getrennt ist. Ich kann auf Grund dieser Untersuchungen nicht die Auffassung JÄGER's von der Abstammung des Lig. suspensorium aus den umgewandelten Chordazellen teilen. Außerdem scheint mir auch die Degeneration der letzteren eine derartige zu sein, daß ich sie einer solchen Umwandlung gar nicht mehr fähig halte. Ich neige mich vielmehr der Ansicht FRORIEP's zu und meine, daß das Ligamentum suspensorium aus dem centralen Teil des auf frühen Stadien zwischen je zwei Körperknorpeln vorhandenen perichordalen Faserringes sich bildet.

Was nun die Entstehung des Ligamentum intervertebrale anlangt, so ist es mir ebensowenig wie FRORIEP gelungen, einen scharfen Entscheid zu fällen. Man könnte annehmen, daß das Ligamentum intervertebrale aus dem peripheren Teil des perichordalen Faserringes seine Entstehung genommen hätte und mithin den gleichen Ursprung aufwiese wie das Lig. suspensorium. Gegen eine solche Annahme spricht jedoch meines Erachtens die Anordnung und Gestalt der Zellen, welche bei beiden Bildungen verschieden sind. Die Zellen des Ligamentum

suspensorium ähneln den Bindegewebszellen des Perichondriums. Nach meinem Befunde glaube ich mich der Auffassung von FRORIEP (83, p. 211) anschließen zu können, daß der Meniscus durch eine Wucherung von Bindegewebszellen an der cranialen Oberfläche eines jeden Wirbels zu stande kommt.

Auf demselben Frontalschnitt, an dem ich diese Untersuchungen der Ligamenta vorgenommen habe, konnte ich auch die von GEGENBAUR (62, p. 54) zuerst beschriebenen, drei vertebrealen Erweiterungen der Chorda wahrnehmen. Sie kommunizieren miteinander, die mittlere ist die größte und wird von zahlreichen Knochenzellen eingefast, während die seitlich gelegenen Erweiterungen an den nach den Gelenkenden hin gerichteten Enden kappenförmig von den oben beschriebenen Zellen des Lig. suspensorium umfaßt werden, nach dem Centrum des Wirbelkörpers hin dagegen von Knorpelzellen umgeben sind. GADOW's Vermutung (p. 944), daß diese drei Erweiterungen dem Centrum, Intercentrum und dem Meniscus entsprechen, kann ich nicht teilen, nachdem ich aus den Beobachtungen FRORIEP's entnommen habe, daß der Meniscus genetisch nicht als ein Abkömmling des Körperknorpels oder der hypochondralen Spange zu betrachten ist, sondern höchstwahrscheinlich eine selbständige Verdichtung darstellt, die sich erst spät dem cranialen Endteil eines jeden Wirbels mittels Synchronrose anschließt. Meines Erachtens entsprechen diese drei Erweiterungen der Chorda eher dem Intercentrum, dem Bogenknorpel und dem Körperknorpel, und zwar in der angeführten Reihenfolge cranial-caudalwärts. Es entspricht also die ansehnlichste, mittlere Erweiterung dem Bogenknorpel, der histologisch am ältesten ist und ferner auch infolge seiner Funktion als schützende Umfassung des Nervenrohres als die wichtigste der drei genannten, primären Bildungen bezeichnet werden muß.

Nach diesen Darlegungen über die Entstehung des Lig. intervertebrale und suspensorium sei nur noch kurz des Verhaltens der Chorda bei ihrem allmählichen Schwund gedacht.

Bei dem jüngsten Stadium von 3,5 cm Länge verläuft die Chorda noch als ein gleichmäßiger, intervertebral kaum merklich eingeschnürter Strang durch sämtliche Wirbelkörper hindurch. In der Hals- und Brustregion sind diese Einschnürungen naturgemäß etwas deutlicher als in der Becken- und Schwanzregion. Die Chorda nimmt den größten Teil des Wirbelkörpers ein und besitzt im Querschnitt eine rundliche bis ovale Form. Während

ihr Gewebe aber auch hier schon jenen bienenwabenartigen Charakter zeigt, der dann bei dem allmählichen Untergang mehr und mehr hervortritt, sind die rundlichen Kerne der Chordazellen, die sich außerordentlich intensiv färben lassen, noch in ganz bedeutender Anzahl vorhanden. Von der *Elastica interna* ist keine Spur mehr zu entdecken. Die Chorda hat sich ferner, namentlich in der Hals- und Brustregion, beträchtlich durch Schrumpfung von dem sie umgebenden Knorpelgewebe zurückgezogen; ob dies etwa eine Folge der Konservierung ist, wage ich nicht zu entscheiden. Von einem Auftreten von Knochenzellen in dem centralen, perichordalen Teil des Wirbelkörpers ist noch keine Spur zu bemerken.

Bei dem folgenden Stadium von 4,7 cm Länge hat die Chorda nur in der Hals- und Brustregion eine, wenn auch nicht allzu auffallende Reduktion erfahren. Die intervertebralen Einschnürungen in der Halsregion sind bedeutend größer geworden. Die Zahl der Kerne hat sich verringert, und die Zellen machen einen zerklüfteten Eindruck. Von einer Verkalkung resp. Verknöcherung ist nichts zu bemerken. Dagegen fand ich hier zum erstenmal in einer flachen, muldenförmigen Aushöhlung an den Halswirbeln, der dorsalen und ventralen Fläche eines jeden Wirbels aufliegend, jene kleinen Blutgefäßschlingen, über welche ich später noch näher berichten werde.

Die ventrale Kante des unteren Atlasbogens hat sich stumpfwinklig ein wenig caudalwärts geneigt, greift aber noch nicht über die ihm zugewendete untere Kante des Intercentrums am 2. Halswirbel hinweg.

Das Stadium von 6,3 cm Länge weist bezüglich des Unterganges der Chorda große Fortschritte auf. An einem annähernd gleichgroßen Stadium, welches ich in Querschnitte zerlegt hatte, konnte ich die von GADOW (p. 941) erwähnte, seitlich sich vollziehende Zerstörung beobachten.

Die seitlich komprimierte Chorda bildet hier ein schmales Band.

Es ist dies dasselbe Stadium, an dem ich die kurz vorher erwähnten drei Erweiterungen der Chorda fand.

Die Kerne der Chordazellen sind hier kaum mehr nachweisbar, und das Gewebe selbst nimmt allmählich eine hollundermarkähnliche Beschaffenheit an.

Die bei dem vorigen Stadium bereits erwähnten und dort nur schwach angelegten Einbuchtungen mit darin eingebetteten



Gefäßschlingen haben sich ganz bedeutend vertieft und beschränken sich auch nicht mehr auf die Halsregion, sondern werden auch in Brust- und Beckenregion angelegt. Bei diesem Stadium ist zum erstenmal das Auftreten von Verknöcherungen in dem 2. und einem großen Teil der folgenden Halswirbel zu konstatieren. Zahlreiche Knochenzellen sind im Centrum des Wirbelkörpers perichordal eingelagert, andere Knochenzellen stellen dorsal und ventral die Verbindung mit den ihnen entgegenwuchernden Blutgefäßen her.

Auf diese speciellen Verknöcherungsvorgänge werde ich später noch ausführlicher zurückkommen.

An dem Processus odontoideus ist ebensowenig, wie an dem Intercentrum des 2. Halswirbels und dem ventralen Schlußstück des Atlas das Eintreten einer Ossifikation zu bemerken. Ich konnte an ihnen noch nicht einmal eine Einlagerung von Blutgefäßen finden, welche mit der Ossifikation Hand in Hand geht.

Auch in sämtlichen Neuralbogen und den übrigen Fortsätzen waren Knochenzellen noch nicht zu bemerken.

Bei dem nun folgenden Stadium von 7,5 cm Länge hat die Vernichtung der Chorda ihren langsamen Fortgang genommen. Dieselbe präsentiert sich jetzt als ein ganz dünnes, meist schon intervertebral unterbrochenes Band.

Die Knochenzellen haben sich nach den Gelenkenden hin nicht merklich vermehrt. Während die dorsale Einbuchtung im Vergleich mit der des vorigen Stadiums bedeutend nach dem Centrum des Wirbelkörpers hin vertieft ist, hat dagegen die Vertiefung der ventralen Einbuchtung keine Fortschritte gemacht.

Der Processus odontoideus, das Intercentrum des 2. Wirbels und das des 1. Wirbels sind auch im Begriff zu ossifizieren, denn ich konnte bei der Untersuchung aller drei Knorpel vereinzelte nicht unbeträchtliche Blutgefäße bis tief in das Innere des Knorpelgewebes hinein verfolgen.

Das Bild, welches die Chorda auf Sagittalschnitten des größten Stadiums von 11,8 cm Länge zeigt, ist im Vergleich mit dem des vorigen Stadiums ein wesentlich anderes geworden. Die Vernichtung der Chorda ist rapide fortgeschritten. Es sind von ihr nur noch inmitten des Wirbelkörpers spärliche Reste vorhanden, intervertebral ist sie überall zu Grunde gegangen.

Die Verknöcherung hat einige Fortschritte gemacht. Zum besseren Verständnis der sich hierbei abspielenden Vorgänge habe



ich in Fig. 2 eine Zeichnung eines Sagittalschnittes angefertigt, welche den Körper des 2. Halswirbels und den ventralen Atlasbogen im Medianschnitt darstellt. Im Atlas sind noch keine Einlagerungen von Knochenzellen vorhanden, doch durchziehen die schon oben erwähnten Blutgefäße den Knorpel in verschiedenen Richtungen.

An den Processus odontoides, welcher mit dem Epistropheus völlig verschmolzen ist, kann man den Beginn der Verknöcherung verfolgen. Dorsal hat eine Bildung von Knochenzellen stattgefunden, welche sich anschicken, allmählich in die Tiefe des Knorpelgewebes zu wandern.

Viel intensiver ist die Verknöcherung des eigentlichen Wirbelkörpers vor sich gegangen, wie aus der Abbildung ersichtlich ist. Die Einbuchtungen an der dorsalen und ventralen Fläche des Wirbels haben eine große Ausdehnung erreicht. Sie besitzen eine trichterförmige Gestalt und werden von einem anscheinend bindegewebigen Maschenwerk ausgekleidet, in welchem zahlreiche Blutgefäße schlingenförmig verlaufen. Die Knochenzellen liegen den Wandungen der Blutgefäße dicht an und füllen auch den centralen Raum zwischen beiden Einbuchtungen gänzlich aus, haben sich aber noch nicht nach den Gelenkflächen hin ausgedehnt.

In gleicher Weise ossifizieren auch sämtliche anderen Wirbel.

## 2. Brustregion.

Was die Brustregion anbetrifft, so habe ich an ihr nur wenige, aber immerhin charakteristische Abweichungen von dem allgemeinen Typus der Vögel gefunden. Ein Teil der Brustwirbel ist opisthocöl, und zwar sind dies nach den Angaben v. MENZBIER's der 2.—6. einschließlich.

Das Auftreten opisthocöler Brustwirbel ist schon früheren Untersuchern bekannt gewesen. WATSON z. B. erwähnt dies auf p. 14 seines Berichtes, spricht aber dort nur über den opisthocölen Charakter eines oder zweier Brustwirbel. v. MENZBIER dagegen fand (p. 21) bei *Eudytes chrysocome* 5 opisthocöle Brustwirbel. Ich kann diese letzteren Angaben bestätigen, da ich an Frontalschnitten gleichfalls nicht weniger als 5 Brustwirbel nachweisen konnte, welche einen mehr oder weniger ausgeprägten opisthocölen Charakter besaßen. An dem Skelet des erwachsenen *Eudytes* tritt die opisthocöle Gelenkform bei der Mehrzahl der erwähnten Brustwirbel nicht mehr sehr ausgeprägt

hervor, sondern sie beschränkt sich auf eine ganz flache Ausbuchtung der caudalwärts gerichteten Wirbelfläche, in welcher die craniale Wirbelfläche des nachfolgenden Wirbels mit einem entsprechend gering gewölbten Gelenkkopf artikuliert.

Bei den übrigen mit heterocölen Gelenkflächen ausgestatteten Wirbeln ist die Bildung der Gelenkpfannen und der dazu gehörigen Gelenkköpfe viel schärfer ausgeprägt. Man kann daraus erkennen, daß die wenigen opisthocölen Wirbel noch einen primären Zustand darstellen und im Begriff sind, zu der Form der heterocölen Gelenkfläche überzugehen. Diese opisthocöle Gelenkform halte ich, gleich WATSON und v. MENZBIER, für einen ausgeprägt reptilienähnlichen Charakter, für eine aus uralter Zeit durch Vererbung noch erhaltene Stammeseigentümlichkeit.

Die Bewegung der Brustwirbel gegeneinander ist eine ganz bedeutende, wie sie bisher bei den Vögeln noch nirgends gefunden worden ist. GADOW schreibt (p. 47), daß bei den von ihm untersuchten Vögeln die Processus spinosi posteriores stark entwickelt sind und lange, vorstehende Leisten bilden, welche teils untereinander verwachsen, teils durch Bandmasse unbeweglich verbunden sind.

Das Verhalten der Processus transversi ist genau dasselbe, indem sie verwachsen oder durch Bänder unbeweglich aneinander befestigt werden.

Nichts von alledem habe ich bei *Eudytes chrysocome* gefunden.

Der Pinguin braucht bekanntlich seine zu einer Art von Flossen umgewandelten Vorderextremitäten in ganz hervorragender Weise als Ruder, um mit ihrer Hilfe sein Element, das Wasser, gleichsam zu durchfliegen, während seine Hinterextremitäten sich bei der Fortbewegung passiv verhalten, obwohl sie mit Schwimmhäuten versehen sind, und nur als Steuer funktionieren. Als eine Folge dieser Art der Fortbewegung sind auch die am meisten in Anspruch genommenen Musculi pectorales majores et minores ganz außerordentlich stark entwickelt. Da nun diese starken Muskeln auch kräftige Insertionspunkte brauchen, so ist die Crista sterni ebenfalls stark entwickelt, sowie überhaupt auch das Sternum selbst und in Folge davon auch die Knochen des Schultergürtels.

Wäre die Freibeweglichkeit der Brustwirbel bei *Eudytes chrysocome* nicht ein primärer Zustand, sondern würde sie sich aus dem für alle anderen Vögel zutreffenden, sekundären (unbeweglichen) Verhalten entwickelt haben, also eine Rückbildung

darstellen, so würde man dies für eine Anpassung an die durch den Aufenthalt im Wasser hervorgerufenen, veränderten Lebensbedingungen halten können, insofern dem Pinguin diese Freibeweglichkeit der Brustwirbelsäule beim Erbeuten der Nahrung in hohem Maße zu statten kommt. Sie ermöglicht es ihm, mit außerordentlicher Schnelligkeit seinen Oberkörper nach der Seite zu werfen, um vorbeischwimmende Beutetiere zu erhaschen. Eine feste Brustwirbelsäule würde eine solche Bewegung gar nicht gestatten. Trotzdem bin ich überzeugt, daß hier nicht eine aus dem sekundären Zustand entstandene Rückbildung vorliegt, da sich in diesem Falle schwerlich der Typus der opisthocölen Wirbel so ausgeprägt erhalten hätte, wie es hier der Fall ist.

Die sonstige Entwicklung der Brustwirbel zeigt keine besonderen Abweichungen von dem für Vögel giltigen Typus.

Die vorderen Brustwirbel sind länglich, während die hinteren allmählich kürzer werden, je mehr sie sich der Beckenregion nähern.

Das Rückenmark weist in der Gegend des 2.—6. Brustwirbels eine allmählich anschwellende starke Verdickung auf, welche im 4. Brustwirbel ihren größten Durchmesser erreicht und ebenso allmählich sich caudalwärts wieder verliert. Sie läßt sich auf allen Entwicklungsstadien nachweisen und wird höchst wahrscheinlich durch die kräftige Ausbildung der die Vorderextremitäten innervierenden Spinalnerven bedingt. Ich konnte übrigens nirgends in der Litteratur eine Andeutung dieses Verhaltens entdecken.

Intercentra habe ich an den Brustwirbeln des *Eudyptes* ebenso wenig gefunden wie GADOW an denen der anderen Vögel. Jeder Brustwirbel besitzt zwar einen vorderen, ventralen, teilweise sehr stark entwickelten Fortsatz, doch ist dieser, wie ich mich durch die Untersuchung überzeugt habe, nicht als ein Intercentrum zu bezeichnen, da keine Spuren einer gesonderten Anlage und Verknöcherung, analog dem Intercentrum des 2. Halswirbels und denen der Schwanzregion, zu entdecken ist. Auch die Anordnung der Knorpelzellen in dem Fortsatz spricht gegen eine getrennte Anlage. In letzterem Falle würde die Gruppierung der Knorpelzellen eine um den Mittelpunkt des Fortsatzes konzentrische sein. Auch nach dem Wirbelkörper hin würde sich durch eine beiderseitige halbkreisförmige Anordnung der Zellen deutlich eine Abgrenzung markiert haben.

Ueber das Verhalten der Chorda ist nichts Neues zu berichten. Bei dem Stadium von 3,5 cm Länge besitzt sie infolge der cranial-caudalwärts fortschreitenden Entwicklung noch einen größeren Umfang als in der Halsregion des gleichen Stadiums.

Die Neuralbogen sind schon auf dem jüngsten Stadium völlig sowohl miteinander, als auch mit den Wirbelkörpern verschmolzen, so daß keine Trennungslinie mehr sichtbar ist. Selbst bei dem weitest vorgeschrittenen Stadium zeigen weder die Neuralbogen noch die Processus transversi irgend welche Spuren von beginnender Verknöcherung.

Die Rippen sind bei dem jüngsten Stadium schon in ihrem völligen Umfange angelegt. Ihre Verknöcherung beginnt sehr zeitig. Das erste Auftreten von Knochenzellen stimmt zeitlich mit dem ersten Auftreten der Verknöcherung in den Halswirbeln überein. Die ersten Knochenzellen treten in der Mitte der Rippe auf, von wo sie sich rasch sternal- und vertebralwärts ausdehnen. In ersterer Richtung schreitet die Verknöcherung etwas rascher fort als in der letzteren. Bei dem Stadium VIII ist die Verknöcherung noch nicht bis an die äußersten Enden der Rippe vorgedrungen.

Ganz eigenartige Verhältnisse, die auch zum Teil schon von WATSON und v. MENZBIER kurz besprochen sind, fand ich bei der Untersuchung der Processus uncinati. Sie haben eine selbständige, knorpelige Anlage wie bei allen anderen Vögeln und vereinigen sich sekundär mit den knorpeligen Rippen. Während nun bei allen anderen Vögeln dieser Synchondrose die Synostose folgt, findet dies hier nicht statt. Die Processus uncinati verlieren ihre knorpelige Beschaffenheit auch in der postembryonalen Periode nicht, sondern behalten sie während der ganzen Lebensdauer des Tieres bei.

Meiner Ueberzeugung nach kann man auch hierin eine Annäherung an die Urform des Reptiliencharakters erblicken. Aus den Untersuchungen von MARSH und anderen Paläontologen ist zur Genüge bekannt, daß die Vorfahren der recenten Vögel glatte Rippen besaßen. Erst in späteren Zeiten der phyletischen Entwicklung bildeten sich die Processus uncinati aus, um zur Festigung des Brustkorbes ganz erheblich beizutragen. Da nun bei allen Vögeln mit Ausnahme der Pinguine diese Processus uncinati vollkommen verknöchert sind, so bin ich überzeugt, daß ihre knorpelige Beschaffenheit ebenso wie die Freibeweglichkeit



und die opisthocöle Form der Brustwirbel auf ein primitives Verhalten hindeutet.

Ueber die Entwicklung des Sternums werde ich mich kürzer fassen, da dasselbe von anderer Seite näher untersucht werden soll.

Nach GADOW (p. 951) scheidet man das Sternum in ein primäres oder costales und ein sekundäres oder Metasternum. Dies letztere umfaßt den mittleren, caudalen Teil, den größten Teil der beiden Processus laterales anteriores und die von den letzteren seitlich entspringenden Processus obliqui. Alle diese Teile entstehen als zuerst knorpelige, später verknöchernde Auswüchse des primären Brustbeines.

Bei dem jüngsten Stadium sind, wie ich schon oben erwähnt habe, die Rippen völlig angelegt. Ihr Sternalteil biegt unter scharfem Winkel nach dem Kopfe und der Mittellinie des Körpers hin um. Hier vereinigen sie sich auf jeder Seite zur Bildung einer rechten und linken Sternalplatte. Median sind beide Platten noch nicht vereinigt, doch haben beide schon je zwei caudalwärts gerichtete Fortsätze entwickelt, die durch einen tiefen Einschnitt voneinander getrennt sind. Die der Mittellinie näher liegenden Fortsätze bilden später durch ihre Verwachsung den mittleren, caudalen Teil des Metasternums, die seitlich liegenden Fortsätze sind die Processus laterales posteriores. Die Ausschnitte zwischen den Fortsätzen bleiben auch im postembryonalen Leben bestehen und werden durch eine dünne Membran ausgefüllt.

Die 1. Rippe beteiligt sich an der Bildung einer Grube für die Aufnahme des sternalen Gelenkes des Os coracoideum.

Die Verschmelzung der beiden Sternalhälften geht rasch vor sich. Bei dem Stadium von 6,3 cm ist sie schon beendet. Auch die Entwicklung der Crista sterni, die man auch als eine Apophyse des Sternums bezeichnet, ist schon eingetreten.

Processus obliqui, wie sie GADOW (p. 953) bei den Rasores gefunden hat, konnte ich bei *Eudypus* nicht entdecken.

Die ersten Verknöcherungen treten zu beiden Seiten der Crista in dem costalen Teil der Sternalplatte auf, jedoch erst außerordentlich spät, wenn die Verknöcherung der Rippen nahezu vollendet ist. Es ist dies auch leicht erklärlich, da ja das Sternum sich später entwickelt als die Rippen. Ich konnte daher aus Mangel an älteren Stadien keine eingehenderen Studien über die Lage und Anordnung der einzelnen Verknöcherungscentra machen.

### 3. Beckenregion.

Die der Beckenregion angehörenden Wirbel sind schon bei dem jüngsten Stadium in knorpeliger Verschmelzung begriffen. Der größte Teil des Wirbelkörpers wird von der Chorda eingenommen, welche hier noch mächtiger entwickelt ist als in der Brust- und Halsregion. Sie wird nur intervertebral ein wenig eingeschnürt.

Trotz der schon eingetretenen knorpeligen Verschmelzung ist die Grenze der einzelnen Wirbelkörper noch deutlich sichtbar. Ventralwärts geschieht dies durch eine tiefe, senkrecht zur Achsenrichtung der Wirbelsäule verlaufende Suture, zu deren beiden Seiten zahlreiche Zellen angehäuft sind, die sich über dem Grunde der Suture vereinigen und bis zur Chorda hinziehen. Dorsal kennzeichnet sich die Grenze je zweier Wirbelkörper im Gegensatz zu der ventralen Suture durch eine intervertebrale Erhöhung. Von dieser aus verläuft das nur durch sehr wenige, in regelmäßigen Reihen geordnete Zellen gekennzeichnete Intervertebralglied ventralwärts gegen die Chorda hin und bildet hier gleichfalls durch eine Erhebung, die mit der ventralen Erhöhung korrespondiert, eine Einschnürungsstelle. Die Einschnürung vollzieht sich natürlich ringförmig.

Dieser Vorgang wiederholt sich bei allen Wirbeln der Beckenregion.

Die Wirbelkörper der Beckenregion des jüngsten Stadiums sind ebenso lang wie die Brustwirbel, aber in dorso-ventraler Richtung bedeutend mehr komprimiert.

Die Trennung der Beckenregion von der Brust- und Schwanzregion ist noch nicht sehr ausgeprägt, infolge des noch nicht völlig beendeten Verschmelzungsprozesses an den Beckenwirbeln. Dieser erstreckt sich nur auf die Wirbelkörper, nicht aber auf die Neuralbögen.

Ich konnte hier in der Beckenregion gleichfalls eine Verdickung des Rückenmarkes konstatieren, ähnlich der oben beschriebenen Verdickung in der Brustregion. Auch hier erstreckt sich dieselbe über einen großen Teil der Beckenwirbel und dürfte wohl aus den gleichen Ursachen herzuleiten sein.

Das nächstgrößere Stadium von 4,7 cm zeigt schon einige Abweichungen von dem oben angegebenen Verhalten.

Die Chorda hat nicht merklich an Umfang eingebüßt, die Verschmelzung der Wirbelkörper ist dagegen eine innigere ge-

worden. Infolgedessen ist auch die Abgrenzung der Beckenregion von der Brust- und Schwanzregion deutlicher zu erkennen.

Auch bei diesem Stadium ist noch keine Verschmelzung der Neuralbogen eingetreten, doch zeigen sie teilweise durch eine Annäherung deutlich ihre Neigung zur Vereinigung.

Diese erfolgt bei dem Stadium von 6,3 cm. Auch treten hier zum ersten Mal Knochenzellen auf, und zwar in der gleichen Weise, wie ich dies bei Besprechung der Halswirbel hervorhob. Vorläufig bilden die oben erwähnten dorsalen und ventralen Einbuchtungen nur ganz flache Grübchen, die von wenigen Blutgefäßen ausgefüllt werden.

Bei dem Stadium von 7,5 cm sind die Körper der Beckenwirbel zu einer kompakten Masse verschmolzen. Nur die im centralen Teil der einzelnen Wirbelkörper vorhandenen Verknöcherungsherde deuten noch die ursprüngliche Trennung an. Die Verschmelzung der Neuralbogen hat gleichfalls — namentlich in cranialer Richtung — einige Fortschritte gemacht. Die oben erwähnten Einbuchtungen haben sich auch ein wenig vertieft und die perichordale, centrale Ansammlung von Knochenzellen ist etwas stärker geworden.

Bei dem größten Stadium von 11,8 cm Länge ist das Bild kein wesentlich anderes. Die Verschmelzung der Neuralbogen ist weiter gediehen, doch will ich hier gleich einfügen, daß sie, als eine Eigentümlichkeit der Pinguine im allgemeinen, auch im postembryonalen Leben keine vollständige wird, wie bei den anderen Vögeln. Die *Processus spinosi superiores*, die allerdings nur schwach entwickelt sind, bleiben während der ganzen Lebensdauer des Tieres durch Suturen deutlich getrennt. Bei allen anderen Vögeln, soweit mir ihre osteologischen Verhältnisse bekannt sind, verwachsen dagegen die *Processus spinosi superiores* zu einer kompakten Masse, an der nur in vereinzelt Fällen Spuren von Trennungslinien wahrzunehmen sind. Ob hierin bei *Eudyptes chrysocome* wiederum ein Zeichen eines primitiven Verhaltens zu erblicken ist, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu behaupten, halte es aber im Hinblick auf die vielen anderen embryonalen Züge des Skelets für höchst wahrscheinlich.

Auch das Fehlen einer Synchondrose oder Synostose der *Ossa ilei* mit den von ihnen eingeschlossenen Wirbeln bestärkt mich in meiner Vermutung. Dies eigentümliche Verhalten der *Ossa ilei*, welches WATSON (p. 17) und v. MENZBIER (p. 35)

schon erwähnten. ist bisher bei keinem anderen Vogel nachgewiesen. Die Ossa ilei legen sich zwar innig an die Processus transversi an, gehen aber mit ihnen keinerlei Verschmelzung, selbst nicht im höheren Lebensalter, ein. Im embryonalen Leben tritt natürlich, wie ich auf Querschnitten beobachten konnte, die Trennung deutlicher hervor.

Eine weitere Annäherung an den Charakter fossiler und recenter Reptilien bietet die Stellung der das Acetabulum bildenden Knochen. Während bei den meisten Vögeln nur die Ossa ilei et ischii an der Bildung des Acetabulums teilnehmen, dagegen das Pubis durch einen Ausläufer des Os ischii hieran entweder gänzlich gehindert oder doch wenigstens seine Teilnahme sehr beschränkt wird, trägt bei Eudytes das Pubis in bedeutendem Umfange zur Bildung des Acetabulums bei, indem es den ganzen ventralen Rand desselben bildet. Dies Verhalten ist dem der Reptilien außerordentlich ähnlich, denn bei diesen nimmt das Pubis gleichfalls in bedeutendem Umfange an der Entstehung des Acetabulums teil. v. MENZBIER, dem diese Thatsache zuerst aufgefallen ist (p. 34), weist ganz besonders auf diese Aehnlichkeit hin.

Alle drei Beckenknochen haben eine selbständige knorpelige Anlage und besitzen auch gesonderte Verknöcherungscentra, doch tritt die Verknöcherung sehr spät ein und wird erst in der post-embryonalen Zeit beendet.

Bei der Untersuchung des Beckengürtels bin ich auch auf eine bei den Vögeln sehr weit verbreitete Bildung gestoßen, nämlich auf den von GEGENBAUR (98, p. 558) Spina iliaca oder Processus pectineus genannten und von WIEDERSHEIM (p. 178) als Pars acetabularis bezeichneten, nach vorn gerichteten, ventralen Fortsatz, der sich als eine leichte Erhebung an der Stelle zeigt, an welcher das Os ilei mit dem acetabularen Teil des Pubis sich vereinigt. Die beigegefügte, nach einem Sagittalschnitt des jüngsten Stadiums angefertigte Abbildung (Fig. 4) wird wohl am besten die Lage dieses Fortsatzes charakterisieren.

Ueber seine Zugehörigkeit zum Ileum oder zum Pubis ist schon viel gestritten worden, doch ist eine definitive Entscheidung bisher noch nicht möglich gewesen.

Ich will zunächst versuchen, die Ansichten der einzelnen Forscher kurz darzustellen. Den ersten Anstoß hat MARSH durch seine Untersuchungen über den Beckengürtel der Dinosaurier, speciell des *Laosaurus*, gegeben. Auf einer Abbildung,



welche er von dem Becken des letzteren giebt, sieht man neben den ihre gewöhnliche Lage einnehmenden *Ossa ilei et ischii* einen langen, dünnen, nach hinten gerichteten Knochen, welcher dem Ischium parallel verläuft und von MARSH als Postpubis bezeichnet wird. Dieses letztere bildet an seinem cranialen Ende den ganzen, unteren Rand des Acetabulums und sendet nach vorn ventralwärts einen Fortsatz aus, welcher ein wenig kürzer und dicker ist als das Postpubis und von MARSH als das eigentliche Pubis bezeichnet wird. Die ganze Anlage gleicht der bei recenten Reptilien, z. B. dem Krokodil, sich zeigenden Stellung des Pubis und Postpubis.

MARSH stellt nun (p. 415) Vergleiche an zwischen dem Becken des *Laosaurus* und dem recenten Vögel und kommt zu der Ueberzeugung, daß das Pubis der Vögel dem Postpubis der Dinosaurier homolog sei, während das eigentliche Pubis allmählich zu einem schwachen Vorsprung am acetabularen Teil des Postpubis rückgebildet wird.

Kurze Zeit nach der Veröffentlichung der Arbeit von MARSH traten aber mehrere Untersucher seinen Ausführungen entgegen. BUNGE behauptete, daß der *Processus pectineus* nicht dem Pubis der Dinosaurier homolog sein könne, weil er dem Ileum angehöre. Das Pubis besitzt nach seinen Untersuchungen zunächst eine zum Ileum senkrechte Stellung und nimmt erst allmählich durch eine ontogenetisch erfolgende Drehung des Beckens die caudalwärts gerichtete, typische Stellung ein.

BAUR bestätigte einige Jahre später die Angaben BUNGE's nach den Untersuchungen, die er an Wachteln, Enten und Hühnern angestellt hatte. Er stützte seine Angaben über die Zugehörigkeit des *Processus pectineus* zum Ileum hauptsächlich auf das schwankende Verhalten dieses Fortsatzes. Bei manchen Vögeln gehört er völlig dem Ileum an, bei anderen wiederum dem Pubis, bei einigen geht sogar die Trennungslinie zwischen Pubis und Ileum mitten durch den *Processus pectineus* hindurch (85, p. 613 f.).

Zu einem ganz entgegengesetzten Resultat führten die Untersuchungen JOHNSON's über die Entwicklung des Beckens beim Hühnchen. Er stellt sich völlig auf die Seite von MARSH und gab nachfolgende Beschreibung (p. 401). Das Pubis hat eine doppelte Natur. Aus einem basalen Teil entspringen zwei Arme. Der hintere verläuft parallel dem Ischium in ventraler Richtung, der vordere nach vorn in horizontaler Richtung. Im Laufe der Entwicklung nimmt der hintere Arm ebenso wie das Ischium

nun allmählich mehr und mehr eine caudale Richtung, während der vordere Arm sein Wachstum nicht nur nicht fortsetzt, sondern im Gegenteil an Größe abnimmt und als ein vorwärts gerichteter Anhang des Pubis erscheint. JOHNSON stellt nun auf Grund dieser Untersuchungen eine Reihe von Sätzen auf, die ich hier kurz wiederholen will.

Das Pubis besteht wie bei den Reptilien aus einem gemeinsamen basalen Teil mit zwei divergierenden Armen. Der vordere Arm des embryonalen Vogelschambeines wird zum Processus pectineus und entspricht dem als Pubis bekannten Knochen der Eidechsen und Schildkröten sowie dem Pubis der Dinosaurier nach MARSH. Der hintere Teil, das Pubis der Vögel, entspricht dem Processus lateralis pubis der Eidechsen und Schildkröten und dem Postpubis der Dinosaurier.

Diesen Untersuchungen JOHNSON's und seinen Schlußfolgerungen wurde nun von WIEDERSHEIM und GEGENBAUR entgegengetreten. Ersterer beschränkt sich allerdings nur auf einige ganz kurze Bemerkungen. Nach seinen Untersuchungen (p. 178) gehört die Spina iliaca dem Ileum an und ossifiziert auch von letzterem aus. Ein Postpubis im Sinne von MARSH komme bei Vögeln nicht zur Entwicklung.

Viel eingehender behandelt GEGENBAUR diesen Gegenstand. Seine Ausführungen stehen im direkten Gegensatz mit den Ansichten von MARSH und JOHNSON. Er weist nach (98, p. 558), daß der Processus pectineus keine Beziehungen zu einem Praepubis haben kann, da er bei den Carinaten gar nicht dem Schambein angehört, sondern dem Ileum, und daß ihm daher richtiger der Name Spina iliaca gebührt. Es kann sich zwar auch das Pubis an der Bildung dieser Spina iliaca beteiligen, und dann hat es allerdings den Anschein, als ob jener Teil einem rudimentär gewordenen Pubis der Dinosaurier entspräche und das Pubis also dem Postpubis der letzteren homolog sei. GEGENBAUR konnte aber in der Ontogenese des Vogelbeckens kein Stadium finden, in welchem sich die Andeutung eines Postpubis kundgäbe, und bestätigte im Gegenteil die Untersuchungen BUNGE's über die ontogenetisch erfolgende Drehung des Pubis nach hinten, wodurch es dem Postpubis der Dinosaurier sich homomorph darstellt.

Was nun die Untersuchungen betrifft, die ich bezüglich der Spina iliaca an Eudytes vorgenommen habe, so stelle ich mich auf Grund der Ergebnisse derselben völlig auf die Seite GEGEN-

BAUR's. Wie aus der beigelegten Figur 4 ersichtlich ist, besteht bei *Eudytes* absolut kein Zusammenhang zwischen der Spina iliaca und dem Pubis. Die Bildung gehört ausschließlich dem Ileum an und ist deutlich von dem Pubis getrennt, während sie nach dem Ileum hin keine Spur von Trennung zeigt. Dadurch erweist sie sich eben nur als ein einfacher Fortsatz des Ileums, dem meiner Ansicht nach keinerlei phylogenetische Bedeutung zuzusprechen ist.

Auf Sagittalschnitten des jüngsten Stadiums ist diese Spina iliaca als eine nicht unbeträchtliche Erhöhung bemerkbar, welche aber allmählich kleiner wird, so daß sie auf den ältesten Stadien schließlich nur als eine ganz flache Erhebung sichtbar bleibt und an dem Ileum des erwachsenen Tieres gänzlich verschwunden ist.

Das Pubis, dessen basaler Teil, wie schon oben erwähnt ist, den ventralen Rand des Acetabulums bildet, hat auf dem jüngsten Stadium schon seine definitive, dem Ischium und Ileum parallele oder nahezu parallele caudale Richtung eingenommen.

#### 4. Schwanzregion.

Die interessantesten Aufschlüsse hat mir nächst der Untersuchung der Halsregion die der Schwanzregion gegeben. Während die Wirbel der Brust- und Halsregion schon fast völlig ihre definitive Gestalt aufwiesen, befanden sich dagegen die Schwanzwirbel des jüngsten Embryos noch auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe.

Bei dem jüngsten Stadium von 3.5 cm Länge sind die Wirbel schon deutlich knorpelig in dem sie umgebenden Bindegewebe angelegt, nur die letzten Wirbel heben sich nur ganz wenig aus der Masse des Bindegewebes ab. Die Chorda besitzt einen bedeutenden Umfang und erstreckt sich in fast gleichbleibender Stärke bis in den Körper des letzten erkennbaren Schwanzwirbels hinein. Sie nimmt erst im Bereiche des vorletzten Wirbels ganz unvermittelt an Umfang ab und endigt als ein dünner, stumpfer Faden.

Etwas anders verhält sich dagegen das Rückenmark. Während es noch in der Beckenregion einen beträchtlichen Umfang besitzt, der durch die schon früher erwähnte Verdickung bedingt ist, wird es im Bereich der Neuralbogen der ersten Schwanzwirbel plötzlich beträchtlich dünner und erstreckt sich gleichfalls bis in den letzten Wirbel hinein, wo es mit einer stumpfen, ein wenig

kolbenförmig verdickten Spitze endigt. Ein Sagittalschnitt, Fig. 5. aus der Schwanzregion zeigt das Verhalten der Chorda und des Rückenmarkes.

Die ursprünglich angelegten Schwanzwirbel sind hier in der verhältnismäßig großen Anzahl von 13 Wirbeln vorhanden. Ich bezeichne hier als Schwanzwirbel alle caudalwärts von den Beckenwirbeln gelegenen Wirbel, die mit den letzteren keine knorpelige Verschmelzung eingegangen sind. Die Wirbelbogen sind dorsal völlig geschlossen, eine Trennung der Wirbelbogen von den Wirbelkörpern läßt sich nicht mehr wahrnehmen. Während die Wirbelkörper der beiden letzten Schwanzwirbel sich kaum von dem sie einschließenden Bindegewebe unterscheiden lassen, zeigen die dazugehörigen, viel deutlicher differenzierten Bogen schon eine Neigung zur Verschmelzung, indem sie sich dicht aneinander schließen und nur durch ganz schmale Streifen von Bindegewebe getrennt werden. Die Wirbelkörper sind in der Achsenrichtung stark komprimiert, die vorderen besitzen aber in dorso-ventraler Richtung eine viel bedeutendere Ausdehnung als die Beckenwirbel.

Auf dem folgenden Stadium von 4,7 cm Länge ist die schon oben angedeutete Verschmelzung der beiden letzten Schwanzwirbel eingetreten, und zwar erstreckt sie sich auf die Wirbelkörper und auf die Neuralbogen. Die Verschmelzung ist im Bereiche der Wirbelkörper dorsal durch eine intervertebrale Erhöhung, ventral durch eine korrespondierende Suture — wenn auch nicht sehr deutlich — gekennzeichnet. Chorda und Rückenmark haben noch keine wahrnehmbaren Veränderungen ihrer Länge und Dicke erfahren. Beide erstrecken sich noch bis in die äußerste Spitze der letzten oder vielmehr der beiden letzten, nunmehr verschmolzenen Wirbel. Die Zahl der Schwanzwirbel ist also bei diesem Stadium nur noch 12.

Bei dem Stadium von 6,3 cm Länge hat wiederum eine Verschmelzung zweier Wirbel mit den nunmehr als Pygostyl zu bezeichnenden früher verschmolzenen Wirbeln stattgefunden, so daß auf diesem Stadium außer dem aus 4 verschmolzenen Wirbeln bestehenden Pygostyl noch 9 freie Schwanzwirbel vorhanden sind.

Bei diesem Stadium ist auch die Trennung der Schwanzregion von den inzwischen verschmolzenen Beckenwirbeln eine schärfere geworden.

Die Verschmelzung der den caudalen Teil des Pygostyls



bildenden Wirbel ist inzwischen inniger geworden, so daß die Grenzen der einzelnen Wirbelkörper kaum mehr zu unterscheiden sind. Die Verschmelzung der vorhergehenden Wirbel des Pygostyls ist natürlich noch keine so innige, sie prägt sich deutlich noch teils durch das Vorhandensein geringer Reste der Intervertebralsstücke, teils dadurch aus, daß die später noch zu besprechenden Intercentra sich von der Ventralseite zwischen die Wirbelkörper drängen und noch nicht zur Verschmelzung gelangt sind. Chorda und Rückenmark haben hier etwas an Länge eingebüßt und erstrecken sich nur bis in den vorletzten Wirbel. Das Rückenmark hat bis in sein Endteil hinein beträchtlich an Umfang zugenommen, die Chorda dagegen ebenso beträchtlich abgenommen.

Bei dem Stadium von 7,5 cm Länge hat wieder eine Verschmelzung zweier Schwanzwirbel mit dem aus 4 Wirbeln gebildeten Pygostyl stattgefunden, so daß nur noch 7 freie Schwanzwirbel vorhanden sind.

In diesem Stadium treten die ersten Verknöcherungen auf und zwar in der schon früher geschilderten Weise.

Nennenswerte Veränderungen sind sonst nicht zu konstatieren. Nur die Resorption der Chorda ist auch in dorsaler und ventraler Richtung fortgeschritten, während das Rückenmark außer einer unerheblichen Zunahme seines Durchmessers keine auffallenden Veränderungen zeigt.

Bei dem größten Stadium von 11,4 cm Länge konnte ich noch eine Verschmelzung eines Wirbels mit dem Pygostyl konstatieren. Es ist dies die letzte Verschmelzung. Der Pygostyl hat damit seine definitive Ausbildung erhalten und besteht aus 7 Wirbeln. Die Zahl der außer dem Pygostyl noch vorhandenen, freien Schwanzwirbel beträgt mithin nur noch 6.

Die genaue Festlegung der Zahl der Wirbel, aus denen sich der Pygostyl zusammensetzt, dürfte insofern Interesse beanspruchen, als die Angaben früherer Forscher auseinandergehen. GERVAIS und ALIX geben p. 428, allerdings nicht von *Eudiptes chrysocome* sondern von *Eudiptes chrysolopha*, an, daß er 7 Schwanzwirbel besitze. Diese beiden Arten, *Eudiptes chrysocome* und *chrysolopha* unterscheiden sich aber nur in ganz unwesentlichen Dingen von einander.

MENZBIER giebt bei *Eudiptes chrysocome* sowohl die Zahl der Schwanzwirbel im allgemeinen als auch die Zahl der den Pygostyl bildenden Wirbel nicht richtig an. Er schreibt (p. 23), daß seiner Schätzung nach der Pygostyl aus 6 verwachsenen

Wirbeln besteht, und daß außer dem Pygostyl noch 7 freie Schwanzwirbel vorhanden sind.

WATSON (p. 18) zählt 8 Schwanzwirbel, über die Zahl der den Pygostyl bildenden Wirbel macht er keine eigenen Angaben, sondern bezieht sich auf die Untersuchungen von GERVAIS und ALIX.

Alle diese Angaben sind nicht zutreffend, insofern, wie ich darzulegen versuchte, der Pygostyl von 7 Wirbeln gebildet wird und außer diesem nur noch 6 freie Schwanzwirbel vorhanden sind.

Die genaue Festlegung der Anzahl der Schwanzwirbel ist meines Erachtens nur auf dem Wege der embryonalen Untersuchung möglich, da bei dem erwachsenen Tier infolge der Einwirkung des Os ilei die Verhältnisse nicht mehr klar hervortreten. Es ist daher leicht möglich, daß WATSON und MENZBIER insofern irrten, als sie einen der Beckenregion angehörenden Wirbel den Caudalwirbeln zuzählten.

Was ihre Angaben über die Zahl der den Pygostyl bildenden Wirbel betrifft, so beruhen sie auf Zählungen an dem Pygostyl des ausgewachsenen Eudytes. Dieses Verfahren kann natürlich nie ein sicheres Resultat geben, da durch die Verschmelzung die Trennungslinien der einzelnen Wirbel — wenn auch nicht in dem Maße, wie bei den meisten anderen Vögeln — undeutlich werden resp. verschwinden. Bei Eudytes chrysocome erhalten sich wenigstens die Grenzen der den vorderen Teil des Pygostyls bildenden Wirbel als deutliche Suturen.

Diese unvollkommene Verwachsung ist meines Erachtens gleichfalls als ein Verharren auf den primitiven Verhältnissen aufzufassen und sie wird noch dadurch unterstützt, daß der Schwanz keine Funktion als Steuer besitzt, sondern diese den Füßen überläßt.

Am Schlusse meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Schwanzwirbelsäule bleibt nur noch die Beschreibung der schon öfters erwähnten Intercentra übrig.

PARKER'S Untersuchungen auf diesem Gebiet sind nicht sehr erfolgreich gewesen. Er hat zuerst die Intercentra in der Schwanzregion einiger Vögel beschrieben. Seine Angaben über das Eintreten der Verknöcherung und der Verschmelzung habe ich schon bei Besprechung des Intercentrum am zweiten Halswirbel berichtet, so daß ich hierauf nicht noch einmal zurückzukommen brauche. Auch über den Zusammenhang der Intercentra mit

den hypochondralen Spangen habe ich mich oben genügend ausgelassen, so daß eine nochmalige Besprechung dieser Vorgänge nur eine Wiederholung des oben Gesagten enthalten würde.

Bei den mir vorliegenden Stadien hatte ich Gelegenheit, die Entwicklung der Intercentra von ihrem ersten Auftreten an bis zur völligen Verschmelzung mit dem Wirbelkörper und ihrer beginnenden Verknöcherung in ganz ausgezeichnete Weise zu beobachten.

Von den beigegeführten Abbildungen zeigt zunächst Fig. 5 deutlich die Stellung der einzelnen Intercentra zwischen den Wirbelkörpern.

Die anderen hierher gehörenden kleineren Abbildungen zeigen die Entwicklung eines einzelnen Intercentrums bis zum Beginn seiner Verknöcherung (Fig. 6—10).

Mit Hilfe von Sagittalschnitten der Schwanzregion des jüngsten Stadiums konnte ich das Vorhandensein von 12 Intercentra konstatieren, die an der vorderen, ventralen Seite der ersten 12 Schwanzwirbel als kleine Knorpelpunkte auftreten.

Ueberrascht hat mich das Auftreten einer so großen Anzahl von Intercentra bei *Eudytes*.

PARKER hat bei seinen Untersuchungen des jungen Schwanes nur 8 rudimentäre Intercentra, beim Cormoran deren nur 4 gefunden. Um so auffallender ist die große Zahl der von mir festgestellten Intercentra, die keineswegs einen rudimentären Eindruck machen und an allen Schwanzwirbeln ausgebildet werden, mit Ausnahme des letzten, der aber auch schon an und für sich rudimentär angelegt wird und nicht zur völligen Ausbildung gelangt.

Da sich die Anlage der Intercentra nicht mehr bis in die Beckenregion erstreckt, so bildet die Festlegung ihrer Zahl zugleich auch eine solche der zur Schwanzregion gehörigen Wirbel. Ich erhielt dadurch eine Kontrolle meiner Beobachtungen über die Verschmelzungen im Bereiche des Pygostyls und fand meinen Befund bezüglich des Vorhandenseins von nur 7 definitiven Wirbeln einschließlich des Pygostyls völlig bestätigt.

Die Anlage der ersten 6 Intercentra ist eine gabelige, und sie bilden einen halbrunden Hämalkanal. Die 6 folgenden Intercentra sind dagegen nur einfach angelegt.

PARKER schreibt auch, daß bei manchen Vögeln diese Intercentra sich gabelig teilen und einen mehr oder weniger geschlossenen Kanal bilden.

RATHE hat diese Verhältnisse bei *Coluber natrix* eingehend untersucht und schreibt (39, p. 187), daß die in der Schwanzregion der Natter vorhandenen Intercentra zum Teil gabelig angelegt werden, mit Ausnahme der 2 oder 3 vordersten, deren Anlage eine einfache ist.

Auf dem jüngsten Stadium, Fig. 6, ist jedes Intercentrum noch durch Bindegewebe von den Wirbelkörpern getrennt. Seine Lage ist genau intervertebral, und es zeigt noch keine besondere Neigung, nach dem vorderen oder hinteren Wirbelkörper hinzuwandern. Die Knorpelzellen sind ebenso, wie auf den späteren Stadien, konzentrisch angeordnet.

Bei dem nächsten Stadium, Fig. 7, ist jedes Intercentrum ein wenig größer geworden und beginnt in dorsaler, intervertebraler Richtung zu wachsen und sich zwischen die Wirbel hineinzudrängen, doch wird es von diesen immer noch deutlich durch Bindegewebe getrennt. Deutlich zeigt aber jedes Intercentrum schon seine Zugehörigkeit zu dem caudalwärts liegenden Wirbelkörper, indem sein Abstand von diesem ein viel geringerer geworden ist als von dem cranialwärts liegenden.

Wie auf der Fig. 8, der Abbildung des 3. Stadiums ersichtlich ist, hat die Entwicklung einen großen Fortschritt gemacht, und das Bild ist ein wesentlich anderes geworden. Das Intercentrum hat sich an den vorderen, ventralen Intervertebralteil des zugehörigen Wirbelkörpers angelegt und ist teilweise schon mit dem letzteren verschmolzen, doch ist noch eine Trennung durch eine von der intervertebralen Fläche schräg caudal-ventralwärts verlaufende, tiefe Sutura deutlich wahrnehmbar. Die konzentrische Anordnung der Knorpelzellen ist durch den Beginn der Verwachsung keineswegs gestört worden.

Auf dem nächsten Stadium, Fig. 9, hat die Entwicklung wieder einen beträchtlichen Fortschritt gemacht. Das Intercentrum ist ganz bedeutend gewachsen und hat sich direkt zwischen beide Wirbelkörper keilförmig hineingeschoben, so daß es mit seiner dorsalen Kante bis in die Nähe der Chorda reicht. Ein Teil seiner cranialen Fläche vermittelt jetzt die Artikulation mit der caudalen Fläche des vorhergehenden Wirbels. Die Verschmelzung hält mit dem Größenwachstum nicht gleichen Schritt, insofern die Sutura noch deutlich hervortritt. Die konzentrische Anordnung der Knorpelzellen ist auch hier noch vorhanden.

Während bei diesem Stadium inmitten des Wirbelkörpers



die ersten Knochenzellen sich finden, ist von einer beginnenden Ossifikation des Intercentrums noch nichts zu bemerken.

Diese Verknöcherung beginnt erst auf dem 5. Stadium, Fig. 10. Hier ist jetzt die Verschmelzung eine vollendete geworden. Von der intervertebralen Suture ist nur noch ein geringer Rest in Gestalt einer schwachen, intervertebralen Einbuchtung des Wirbelkörpers in der Nähe der Chorda zu bemerken. Die bisher vorhandene, konzentrische Anordnung der Knorpelzellen des Intercentrums ist gegen den Wirbelkörper hin geschwunden. Dort bilden dieselben mit den Knorpelzellen des Wirbelkörpers eine regellos angeordnete Masse. Nur in dem centralen Teile des Intercentrums konnte ich noch eine geringe, konzentrische Schichtung der Knorpelzellen konstatieren, in deren Mitte aber schon vereinzelter Knochenzellen auftreten.

Ueber die morphologische Bedeutung dieser Intercentra ist man bis jetzt noch sehr im Unklaren. PARKER meint, daß sie zur ausgiebigeren Insertion der ventralen Schwanzmuskeln dienen. Dies mag in allen den Fällen zutreffen, in denen das Flugvermögen der Vögel wohl entwickelt ist und der Schwanz als Steuer dient. Für *Eudytes chrysocome* trifft aber diese Erklärung schwerlich zu, da hier der Schwanz nicht als Steuer in Betracht kommt. Da trotzdem die Entwicklung der Intercentra auf einer sehr hohen Stufe steht, so dürfte es sich, wie ich schon oben erwähnte, um einen Anklang an das Verhalten bei recenten Reptilien handeln, bei denen ja auch zumeist gabelige Intercentra angelegt werden, wie RATHKE und andere Untersucher nachgewiesen haben. Auch eine Äußerung GADOW's bestätigt meine Behauptung. Er schreibt (p. 943), daß die Intercentra mancher Vögel durch ihre intervertebrale Lage und ihre gabelige Teilung eine große Ähnlichkeit mit den spießartig ausgezogenen, sub- und intervertebralen, beweglichen Knochenspannen der Krokodile besitzen. Auch das Persistieren der Trennungslinie zwischen den einzelnen Wirbeln, aus denen der Pygostyl besteht, während der Dauer des postembryonalen Lebens spricht für ein primitives Verhalten.

Am Schlusse meiner Untersuchungen bleibt mir nur noch übrig, die Verknöcherung der einzelnen Wirbel noch einmal in zusammenfassender Weise zu beschreiben, obwohl ich hier damit teilweise eine Wiederholung der bei der Untersuchung der Halswirbelsäule beschriebenen Verhältnisse bringen muß. Zur Erläuterung

diene eine Zeichnung. Fig. 2. nach einem Sagittalschnitt aus der Mitte der Halswirbelsäule des größten Stadiums.

Bei dem Stadium von 6,3 cm beginnt die Verknöcherung. Die ersten Knochenzellen treten im 2. Halswirbel perichordal in dem Körper dieses Wirbels auf, dessen Processus odontoides und Intercentrum erst viel später zur Verknöcherung schreiten.

Den Beginn der Ossifikation der Neuralbogen konnte ich nicht mehr verfolgen. bei dem größten Embryo war in den Bogen keine Spur einer Ossifikation zu entdecken.

Die Vorgänge bei der Ossifikation des 2. Wirbels, welche für alle anderen Wirbel, den Atlas ausgenommen, typisch sind, will ich hier auch noch einmal im Zusammenhang wiedergeben.

An dem Wirbelkörper entstehen an der dorsalen, der Unterseite des Rückenmarkes anliegenden Fläche und ebenso an der ventralen Seite flache Grübchen, in welche sich Blutgefäße einlagern. Allmählich werden diese Grübchen tiefer, nehmen trichterförmige Gestalt an und werden von den Blutgefäßschlingen völlig ausgefüllt, wie dies in Fig. 2 sichtbar ist. Während dieses Prozesses lagern sich perichordal im Centrum des Wirbelkörpers Knochenzellen ab, welche durch die erwähnten Blutgefäße ernährt werden. Die trichterförmigen Aushöhlungen dringen schließlich beiderseits so weit in das Knorpelgewebe resp. die jungen Knochenzellen ein, daß ihre Spitzen bis fast an die Ueberreste der Chorda heranreichen. Die Verknöcherung schreitet nun auch rasch nach dem cranialen und caudalen Teil des Wirbels fort.

Ueber den weiteren Verlauf des Verknöcherungsprozesses konnte ich mich nicht mehr orientieren, da mir größere Stadien fehlten.

### Schlußbemerkungen.

Um zum Schluß meiner Abhandlung noch einmal auf die schon so oft erwähnten, reptilienähnlichen Charaktere zurückzukommen, so dürfte ich wohl zur Genüge gezeigt haben, daß *Eudytes chrysocome* im speciellen und damit ohne Zweifel die Pinguine im allgemeinen eine viel größere Anzahl dieser Eigenheiten des Skelets besitzen, durch welche sie das Zurückbleiben in der Entwicklung allen anderen Vögeln gegenüber dokumentieren. Diese primitiven Merkmale, deren Auftreten in solcher Zahl GADOW noch sehr in Frage stellte, haben sich nur

durch die einseitige, völlig isolierte Entwicklung der Pinguine als Zeugen einer weit zurückliegenden Vorzeit erhalten können.

Was nun die Stellung der Pinguine im System betrifft, so verweise ich hier auf die Arbeit v. MENZBIER's, welche mit dieser Frage eingehend sich beschäftigt, so daß ich ihr nichts Neues hinzuzufügen habe.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. CHUN, für die Anregung zu dieser Arbeit und für das mir gütigst zur Verfügung gestellte Material, wie für die lebenswürdige Unterstützung bei Durchführung der Arbeit, ebenso seinen Assistenten, den Herren Professor Dr. zur STRASSEN und Dr. WOLTERECK, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

---

## Literatur.

---

- BAUR, 1884, Note on the pelvis in birds and Dinosaurs. *Americ. Naturalist*, Vol. XVIII.
- 1885, Dinosaurier und Vögel. *Morphologisches Jahrb.*, Bd. X.
- 1885, Zur Vögel-Dinosaurierfrage. *Zoolog. Anz.*, Bd. VIII.
- 1886, PARKER'S Bemerkungen über Archaeopteryx und eine Zusammenstellung der hauptsächlichsten Litteratur. *Zoolog. Anz.*, Bd. IX.
- 1886/87, Osteologische Notizen über Reptilien. *Zoolog. Anz.*, Bd. IX und X.
- BEHRENS, 1880, Untersuchungen über den Processus uncinatus der Vögel und Krokodile.
- BRANDT, 1840, Beiträge zur Kenntniss der Naturgeschichte der Vögel. Abschnitt V. *Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersbourg*, T. III.
- BUNGE, 1880, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel.
- COUES, 1872, Material for a Monograph of the Spheniscidae. *Proceed. Acad. Nat. Sci. Philad.*
- DAMES, 1884, Ueber Archaeopteryx. *Paläontologische Abhandlungen von DAMES und KAYSER*, Bd. II, Heft 3.
- FRORIEP, Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus.
- 1883, I. Beobachtungen an Hühnerembryonen. *Archiv für Anatomie und Physiologie*.
- 1886, II. Beobachtungen an Säugetierembryonen. *Archiv für Anatomie und Physiologie*.
- GADOW, BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Band Vögel.
- GEGENBAUR, 1862, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien.
- 1864/65, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
- 1871, Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel. *Jenaische Zeitschrift*, Bd. VI.
- 1898, Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I.
- GERVAIS et ALIX, 1877, Ostéologie et myologie des manchots ou Sphéniscidés. *Journal de Zoologie*, T. VI.
- GIEBEL, 1856, Der letzte Wirbel des Vogelschwanzes. *Zeitschrift der gesamten Naturwissenschaften*, Bd. VI.
- GOETTE, 1877, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. *Archiv für mikr. Anatomie*, Bd. XIV.
- 1899, Ueber die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, Bd. LXVI, 3.



- HERTWIG, 1890, Entwicklungsgeschichte.
- HYAT, Catalogue of the Ornithological Collection of the Boston Society of Natural History, Vol. XIV.
- JÄGER, 1858, Das Wirbelkörpergelenk der Vögel. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Wien, Bd. XXXIII.
- JOHNSON, 1883, On the development of the pelvic girdle and skeleton of the hind-limb in the Chick. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXIII.
- MARSHALL, 1872, Untersuchungen über den Vogelschwanz. Niederl. Archiv für Zool., Bd. I.
- MARSH, 1878/79, Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Americ. Journ. of Sci. and Arts, Vol. XVI and XVII.
- 1879, The vertebrae of recent birds. Amer. Journ. of Sc., Vol. XVII.
- 1884, Jurassic birds and their allies. Amer. Journ. of Sci. and Arts, Vol. XXII.
- MEHNERT, Ueber die Entwicklung des Os pelvis der Vögel. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIII.
- v. MENZIEB, 1887, Vergleichende Osteologie der Pinguine in Anwendung zur Haupteinteilung der Vögel. Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, No. 2.
- MÜLLER, 1853, Zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Archiv für Anatomie und Physiologie.
- OWEN, 1863, Archaeopteryx. Phil. Transact. of the Royal Society, London.
- PARKER, On the vertebral chain of birds. Proc. Roy. Soc., Vol. XLIII.
- RATHKE, 1839, Entwicklungsgeschichte der Natter.
- 1848, Ueber die Entwicklung der Schildkröten.
- REID, 1835, Anatomical description of the Patagonian Penguin. Proc. Zool. Soc.
- SCHWARCK, 1873, Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule bei den Vögeln. Anatomische Studien von HASSE, Bd. I.
- STANNIUS, 1846, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
- STUDER, Bericht über die Expedition der Gazelle.
- WATSON, Report on the anatomy of the Spheniscidae. Challenger Reports, Zool., Vol. VII.
- WIEDERSHEIM, 1893, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
- ZITTEL, Ueber Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. Palaeontographica, Bd. XXIX.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch den Körper des 2. Halswirbels bei dem Stadium I (3,5 cm Länge). *a* Atlas, *ep* Epistropheus, *e* Processus odontoideus, *i* Intercentrum, *o* Os occipitale, *ch* Chorda.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch den Körper des 2. Halswirbels bei dem Stadium VIII (11,8 cm Länge). *a* Atlas, *b* Blutgefäße, *o* Os occipitale, *ch* Chorda.

Fig. 3. Frontalschnitt durch den 7. und 8. Halswirbel des Stadium VIII. *i* Ligamentum intervertebrale, *s* Ligamentum suspensorium, *ch* Chorda.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Becken von Stadium I. *il* Ileum, *is* Ischium, *p* Pubis, *s* Spina iliaca.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch die Schwanzwirbelsäule des Stadium I, die Lage der Intercentra darstellend.

Fig. 6—10. Sagittalschnitte durch die Schwanzregion der Stadien I (3,5 cm), II (4,7 cm), IV (6,3 cm), VI (7,5 cm), VIII (11,8 cm). *i* Intercentrum, *ch* Chorda.

### Erklärung der Photographien.

a. Rechts unten das Stadium I (3,5 cm), darüber links das Stadium II (4,7 cm), rechts das Stadium III (5,8 cm).

b. Stadium IV (6,3 cm).

c. Stadium VI (7,5 cm).

d. Stadium VIII (11,8 cm).

# Ueber die Entwicklung des Schnabels von *Eudytes chrysocome*.

Von

Dr. Max Lewin.

(Aus dem Zoologischen Institute zu Leipzig.)

Hierzu Tafel II u. III und 5 Figuren im Text.

---

Die folgende Arbeit gehört zu einer Reihe von Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Pinguine, die unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. CHUN im Leipziger Zoologischen Institut ausgeführt worden sind. Ueber die Beschaffenheit, Herkunft und Konservierung des Materiales hat MÄNNICH (1901) in der Einleitung zu seiner Arbeit über die Wirbelsäule von *Eudytes* ausführliche Mitteilungen gemacht, worauf ich bezüglich dieser Dinge verweise.

Hier sei noch hinzugefügt, daß ich die Schnäbel der *Eudytes*-Embryonen in Schnitte (hauptsächlich Querschnitte) von 5—10  $\mu$  Dicke zerlegt und teils Hämalaunfärbung, teils Doppelfärbung mit Boraxkarmin und Hämalaun angewendet habe. Die größeren Embryonen mußten zuvor entkalkt werden. Dies geschah mit Hilfe von alkoholischer Pikrinsäurelösung und dauerte je nach dem Alter des Objektes einige Tage bis 3 Wochen.

Wenn schon die Entwicklung des Vogelschnabels im allgemeinen wegen einiger schwebender Streitfragen in Bezug auf Epitrichium und Hornbildung immer noch großes Interesse bietet, so gilt dies in ganz besonderem Maße von der Entwicklung des Pinguinschnabels; und zwar einerseits wegen der Seltenheit des Materiales, andererseits wegen der eigentümlichen Beschaffenheit dieser Vogelgruppe und ihrer isolierten, noch keineswegs völlig aufgeklärten Stellung im System.

Bezüglich dieser letzteren Frage hat MÄNNICH (1901) in seiner oben erwähnten Arbeit einige Erörterungen angestellt. Zu welchen Resultaten ich selbst gelangt bin, will ich am Schlusse meiner Abhandlung auseinandersetzen.

## Zusammenstellung der Litteratur.

Ueber die Entwicklung des Vogelschnabels im allgemeinen sind schon eine große Zahl von Arbeiten erschienen, die jedoch meist specielle Gebiete, wie die Entwicklung der Knochen, des Hornes, der Nasenhöhlen, Thränengänge etc., behandelten. Es ist hier nicht am Platze, alle diese Schriften aufzuzählen; ich muß mich darauf beschränken, soweit es angängig, auf bereits vorhandene Litteraturverzeichnisse hinzuweisen, und will in meinen späteren Ausführungen über diejenigen Werke genauer sprechen, welche für meine specielle Arbeit in Betracht kommen. — GADOW (1891) giebt auf p. 934—940 ausführliche Litteraturangaben über die Entwicklung des Vogelschädels und auf p. 449 solche über die Entwicklung des Geruchsorgans inkl. der Thränenwege und Nasendrüse. Hinzufügen möchte ich die Schrift SEMMER's (1872) über die Entwicklung des Unterkiefers und von B. HOFMANN (1882) über die Thränenwege der Vögel.

Zahlreich sind die Arbeiten über die Entwicklung der Vogel-epidermis, die jedoch zumeist die Federentwicklung betreffen. Die bei meiner Arbeit in Betracht kommende Frage über Hornbildung und Epitrichium am Vogelschnabel behandeln die Schriften von ZABDULOWSKY (1880, p. 65 ff.), JEFFRIES (1883), GARDINER (1884) und ROSENSTADT (1897, p. 561 ff.).

Ueber Mundhöhle und Verdauungstractus der Wirbeltiere, speciell auch der Vögel, bietet der jüngst erschienene Band von OPPEL (1900) ganz ausführliche Litteraturangaben.

Endlich giebt HEIDECHE (1897) auf p. 45—48 die vorhandenen Schriften über diffuse Sinnesorgane und deren Entwicklung im Bereiche des Vogelschnabels an.

Speciell über die Entwicklungsgeschichte der Pinguine existieren nur wenige Schriften, da die Beschaffung des Materiales stets mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. So berichtet STUDER (1877 u. 78) über die Federentwicklung, und SCHAUINSLAND (1890, p. 135) giebt kurze Notizen über die Entwicklung der Chorda dorsalis, der Bürzeldrüse und Allantois beim Pinguin. Größer ist der speciell anatomische Teil, von dem MENZBIER (1887, p. 3—7) die erschienenen osteologischen Werke aufzählt. Die ganze Anatomie des erwachsenen Pinguins fand eine vortreffliche Darstellung von WATSON (1883), der zahlreiche Exemplare aller Pinguinattungen, nämlich von Aptenodytes, Pygosceles, Spheniscus,



*Eudyptes* und *Eudyptila*, die bei der Challenger-Expedition gesammelt worden waren, zur Verfügung hatte.

## Die Entwicklung des Schnabels von *Eudyptes chrysocome*.

In meiner Darstellung will ich für jedes einzelne Stadium die Entwicklung der Epidermis, des Skelets, der Gänge des Oberschnabels und der Mundhöhle im Zusammenhange beschreiben und darauf den erwachsenen Pinguin mit den gefundenen embryonalen Merkmalen vergleichen. Alsdann soll auch auf die Frage der Hornbildung am Vogelschnabel im allgemeinen eingegangen werden.

Es standen mir zu meiner Arbeit Embryonen folgender Größe zur Verfügung:

Embryo A = 3,5 cm	} vom Scheitel bis zur Bürzeldrüse gemessen.
„ B = 4,7 „	
„ C = 5,6 „	
„ D = 6,9 „	
„ E = 8,6 „	
„ F = 11,8 „	

Leider war es nicht möglich, die Schnabelentwicklung von den frühesten Anfängen zu untersuchen, da der jüngste Embryo schon auf einem verhältnismäßig hohen Entwicklungsstadium stand.

### Embryo A.

Bei dem 3,5 cm großen Embryo A betrug die Länge des Oberschnabels, wozu Praemaxillare, Maxillare und Nasale gerechnet werden, 0,5 cm, die des Unterschnabels bis zum Porus acusticus externus 0,9 cm.

#### 1. Die Epidermis.

Als Ausgangspunkt meiner Betrachtungen über die Epidermis will ich jedesmal die des Unterschnabels wählen, da dort die Hornbildung später eintritt, und daher stets primitivere Verhältnisse vorhanden sind als am Oberschnabel.

Der Unterschnabel des Embryo A ist fast in seiner ganzen Ausdehnung noch von einem zweischichtigen Epithel bedeckt, und nur an seiner Spitze sind, wie Fig. 1 zeigt, aus den tieferen Cylinderzellen durch Teilung derselben einige Lagen kubischer

Zellen entstanden. Am Oberschnabel dagegen hat das sonst am Kopfe aus 2 Zellenlagen bestehende Epithel an der Schnabelspitze (cf. Fig. 5 und 6) eine wesentliche Veränderung erfahren, indem sich hier zwei aus mehreren Lagen bestehende Zellschichten herausgebildet haben, die scharf voneinander getrennt sind, und von denen die obere eine größere Flächenausdehnung hat als die untere. Ich bezeichne vorläufig die obere derselben mit *Ep*, die untere mit *H*, da über die Benennung dieser Schichten Streitigkeiten bestehen und ich dem Leser ein von jeder Deutung unabhängiges Bild von der Epidermisentwicklung vor Augen führen will. Erst später bei dem Kapitel über die Hornbildung will ich mich über die Benennung der Schichten unter Anführung der Gründe, die mich dazu bestimmen, entscheiden.

Es bedeckt die obere Schicht *Ep* 0,77 mm des Oberschnabels, von der Spitze an gerechnet; die darunter liegende Schicht *H* breitet sich nur 0,4 mm auf dem Oberschnabel aus. Die Schicht *H* treibt, wie Fig. 5 zeigt, Papillen in die Schicht *Ep* hinein, eine Erscheinung, welche uns die erste Entstehung des Eizahnes repräsentiert.

Die Schicht *Ep* ist am stärksten an der Schnabelspitze, wo ihre Dicke 0,5 mm beträgt, am dünnsten über der Eizahnanlage, wo sie meist nur 0,025 mm dick ist, sie ist hinter der Eizahnanlage wieder stärker, wird jedoch nach der Schnabelwurzel zu allmählich dünner und geht schließlich in die Plattenepithelien der Kopfepidermis über. Die Zellen dieser, meist aus 6—8 Zellenlagen bestehenden Schicht *Ep* sind von auffallender Größe, und zwar 0,014 mm groß; sie zeigen sonst das normale Verhalten des Epithels, indem die tiefer gelegenen Zellen mehr polygonal, die oberflächlichen abgeplattet sind. Sie besitzen noch einen deutlichen Kern, um den sich einige durch Hämalaun stark gefärbte Körnchen gruppieren, die von WALDEYER (1882) mit dem Namen „Keratohyalin“ belegt worden sind. — Näheres über Natur und Bedeutung dieser Keratohyalinkörner will ich ebenfalls später bei der Schilderung von der Hornbildung erwähnen.

Die unter *Ep* liegende Schicht *H* ist nicht so stark durch Hämalaun gefärbt worden wie die obere Zone. Ihre Zellen sind von länglich-ovaler, oft birnenförmiger Gestalt, die, wie in Fig. 6 gezeigt ist und wie auch GARDINER (1884, p. 38) erwähnt, meist senkrecht zur Oberfläche stehen. Sie besitzen große, bläschenförmige Kerne, in denen man häufig Mitosen wahrnehmen kann; das Protoplasma der Zellen erscheint fein granuliert.

## 2. Das Skelet.

Im Oberschnabel nimmt beim Embryo A noch den größten Raum der Ethmoidalabschnitt des Primordialschädels ein, welcher zum Septum nasale (cf. Fig. 5 s) wird und an der Schnabelspitze einen elliptischen Querschnitt hat. — Die untere Muschel, d. i. die größere vordere Muschel der Vögel, welche nach GEGENBAUR (1873, p. 18) der einzigen Muschel der Reptilien und der unteren Muschel des Säugetierschädels entspricht, ist erst durch starke Wucherung des embryonalen Bindegewebes angedeutet, während die obere, die Riechhöhle einschließende Muschel bereits aus hyaliner Knorpelmasse besteht und deutlich gegen das Bindegewebe abgegrenzt ist.

An der Stelle der späteren Ossa praemaxillaria, nasalia und palatina bemerkt man erst eine Wucherung der Zellen des embryonalen Bindegewebes, während das Os maxillare bereits einige Knochenzellen besitzt.

Die Hauptstütze des Unterschnabels bildet der MECKEL'sche Knorpel. Die beiderseitigen Knorpel sind an der Spitze noch durch einen breiten Bindegewebszug von einander getrennt; der Querschnitt des Knorpels ist nur an der Spitze des Schnabels elliptisch, weiter nach hinten ist er kreisrund, sodaß der Knorpel den Unterschnabel als ein cylindrischer Stab durchzieht. Dieser wird von Deckknochen belegt, von denen an der lateralen Seite des Knorpels in dessen vorderer Hälfte jederseits das Dentale durch Zellwucherung im Bindegewebe angedeutet ist, während im hinteren Unterkieferdrittel das unter dem Knorpel liegende Angulare und das lateral und über ihm liegende Supraangulare schon einige Knochenzellen aufweisen.

## 3. Die Gänge des Oberschnabels.

Die Nasengänge zunächst sind hier bereits so weit ausgebildet, daß sie, wie Fig. 15 A<sub>1</sub>, von einem späteren Stadium zeigt, jederseits mit einem äußeren Nasenloche beginnen und sich als geschlossene Kanäle, die Vorhöhlen  $\alpha$ , die wie der ganze Nasengang durch das Septum nasale voneinander vollständig getrennt sind, in den Schnabel hinein erstrecken. Durch die Choanen  $\beta$  kommunizieren sie mit der Mundhöhle und verlaufen schließlich als zwei Blindsäcke, die Riechhöhlen  $\gamma$ , welche in die oberen Muscheln eingeschlossen sind, nach oben und hinten.

Die Vorhöhlen  $\alpha$  besitzen bereits ein mehrschichtiges Epithel,

indem aus den Cylinderzellen durch Teilung einige Lagen kubischer Zellen entstanden sind; der Teil  $\beta$  ist mit einfacher Mucosa, die Riechhöhle  $\gamma$  mit einem mehrschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet.

Die Thränenkanalanlage (cf. Fig. 15  $B_2$ ), welche nach BORN (1879, p. 420) aus einer von der Epidermis sich abschnürenden und in das Bindegewebe einwachsenden Epithelleiste entsteht, erstreckt sich bereits als solider Epithelstrang vom vorderen Augwinkel bis in die Mundhöhle und ist auch schon am Auge in zwei kleinere Stränge geteilt, welche den späteren Thränenröhrchen entsprechen, und von denen der obere nach BORN erst sekundär aus dem unteren hervorsprossen soll.

#### 4. Die Mundhöhle.

Schon beim jüngsten vorhandenen Embryo sieht man, daß die Mundhöhle durch wallartige Erhebungen, an denen das embryonale Bindegewebe und die Mucosa beteiligt sind, charakterisiert ist. Derartige Wälle finden sich zunächst nur am Dache der Mundhöhle, wo sich an der Schnabelspitze in der Mitte eine größere Ausstülpung herausgebildet hat, welche eine Flächenausdehnung von 1 mm besitzt (cf. *ar* Textfigur I). Hinter dieser Erhebung



Fig. I.

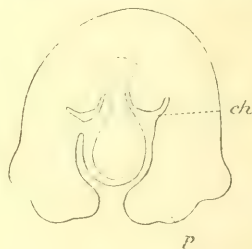


Fig. II.

Fig. I und II. *s* Septum, *ch* Choane, *p* und *ar* Ausstülpungen am Dache der Mundhöhle. (Querschnitte.)

ist die Mundhöhle in der Mittellinie zu einer langen Rinne eingeschnürt, welche, nach hinten tiefer werdend, bis zum Choanenspalte führt und kurz vorher die Thränenkanalanlage aufnimmt (cf. Fig. 15). Zu beiden Seiten dieser Rinne ist, wie die Textfigur II an einem Schrägschnitt am Beginn des Choanenspaltes *ch* zeigt, ebenfalls eine stärkere Hervorwölbung des Mundhöhlendaches, *p*, vorhanden.

#### Embryo B.

Bei dem 4,7 cm großen Embryo B betrug die Länge des Oberschnabels 0,7 cm, die des Unterschnabels 1,3 cm.



## 1. Die Epidermis.

Leider war infolge einer geringen Läsion am Embryo B die Epidermis des Oberschnabels nicht mehr vorhanden; am Unterschnabel dagegen war sie teilweise noch ganz unversehrt. Fig. 2 zeigt uns das Epithel des Unterschnabels bei 420-facher Vergrößerung. Hier sind die in Fig. 1 gezeichneten kubischen Zellen, die auf den Cylinderzellen lagen, bedeutend größer und mehr polygonal geworden. Es hat in ihnen, von der Peripherie nach der Schleimschicht fortschreitend, eine Ausscheidung von Keratohyalinkörnern, die ebenfalls zumeist um den Kern gruppiert sind, begonnen. Diese Keratohyalin enthaltenden Zellenreihen bedecken 0,6 mm des Unterschnabels, von der Spitze an gerechnet; die Zahl der Zellenlagen ist an den Seitenteilen des Unterkiefers größer als in der Mitte.

## 2. Das Skelet.

Die vordere Muschel besteht jetzt bereits in ihrem oberen Bogen aus hyalinem Knorpel und ist dort schon deutlich gegen das umgebende Bindegewebe abgegrenzt.

Der Körper des Praemaxillare ist zu beiden Seiten des Septums als eine paarige Knochenlamelle vorhanden; seine Processus nasales und maxillares sind eben erst im Entstehen begriffen, der Processus palatinus fehlt noch gänzlich.

Der Körper des paarigen Maxillare hat sich wesentlich vergrößert und eine rhombische Form angenommen; seine beiden nach hinten gerichteten Fortsätze, der Processus palatinus und zygomaticus, sind schon dünne Knochenbälkchen.

Das paarige Nasale weist nun auch Knochensubstanz auf, sein Processus praemaxillaris ist eben angelegt, seine anderen Fortsätze fehlen noch.

Die Palatina, welche die Choane lateral begrenzen, sind nun schon ziemlich kräftig entwickelt und reichen weit nach hinten bis zum Rostrum sphenoidale, sind jedoch an ihren hintersten Enden, mit denen sie später zusammenstoßen und schließlich verwachsen, noch weit von einander getrennt.

Als mediale Grenze der Choane ist jetzt der Vomer als ein paariges Knochenbälkchen zu beiden Seiten des Septums ausgebildet; er entsendet zwei dünne Fortsätze bis unter die hintersten Enden der Palatina.

Im Unterschnabel hat sich der MECKEL'sche Knorpel nach

der Spitze zu noch verlängert. Das paarige Dentale umgibt ihn schon als eine dünne Knochenspange, doch sind die beiderseitigen Knochenstücke noch weit von einander getrennt. Angulare und Supraangulare haben an Dicke, das letztere namentlich an Flächenausdehnung zugenommen. An der medialen Seite des Knorpels ist im zweiten Unterkieferdrittel eine dünne paarige Knochenspange entstanden, welche beim Embryo A noch nicht einmal angelegt war. Sie entspricht dem Operculare, wie es von CUVIER, STANNIUS, GEGENBAUR und MAGNUS genannt wurde, während es OWEN (1866) als Spleniale bezeichnet hat.

### 3. Die Gänge des Oberschnabels.

Die Nasengänge, deren einzelne Abschnitte mit der Vergrößerung des ganzen Schnabels auch an Flächenausdehnung zunehmen, die aber in ihrer Formgestaltung sich nur wenig durch Faltungen verändern, zeigen bei den Embryonen verschiedenen Alters nur in ihrer Epithelauskleidung einen wesentlichen Unterschied, der namentlich die Vorhöhlen betrifft. Beim Embryo B sind hier in den obersten der aus der Schleimschicht stammenden Zellen, die beim Embryo A schon vorhanden waren und die jetzt mehr abgeplattet sind, in der Gegend des äußeren Nasenloches einige Keratohyalinkörner entstanden, während solche in dem hinteren Teil der Vorhöhlen nach den Choanen zu noch fehlen.

Die Thränenkanalanlage hat vorläufig keine Veränderung erfahren. Vor ihrem medialen Ende hat sich jetzt von der lateralen Wand der Vorhöhlen des Nasenganges ein solider Epithelstrang abgezweigt (cf.  $D_1$  in Fig. 15), welcher später zum Ausführungsgang der Nasendrüse umgebildet wird.

Zum ersten Male treten beim Embryo B im Oberschnabel auch Lufträume auf, die mit Plattenepithel ausgekleidet sind. Ihr Verlauf ist durch die punktierte Linie (cf.  $jC_1$  in Fig. 15) angegeben. Sie ziehen vom vorderen Abschnitt der Riechhöhlen hier noch als ziemlich enge Blindsäcke nach rückwärts und abwärts bis zu der Stelle, wo die hinteren Enden der Palatina sich gegenseitig nähern.

### 4. Die Mundhöhle.

Die nahe der Spitze des Oberschnabels gelegene Ausstülpung am Mundhöhlendache hat sich beim Embryo B noch stärker ausgeprägt; ebenso auch die wallartigen Erhebungen zu beiden Seiten von der zum Choanenspalt führenden Rinne. Die Mucosa ist jetzt an einigen Stellen mit Schleinzellen bedeckt.

**Embryo C.**

Bei dem 5,6 cm großen Embryo C betrug die Länge des Oberschnabels 0,9 cm, die des Unterschnabels bis zum *Porus acusticus externus* 1,6 cm.

Der Embryo mußte vor der Einbettung in Paraffin schon entkalkt werden.

**1. Die Epidermis.**

An dem Epithel des Unterschnabels haben sich jetzt die äußersten Keratohyalin enthaltenden Zellen der Epidermis mehr abgeplattet; außerdem ist die Keratohyalinausscheidung in den Zellen noch weiter gegen das *Stratum cylindricum* vorgedrungen. Es hat ferner die Flächenausdehnung der gekörnten Schicht bedeutend zugenommen, indem hier 1,6 mm des Unterschnabels, an dessen Seitenteilen, wo auch die Menge der Zellenlagen am größten ist, sogar 2,5 mm, von der Spitze an gerechnet, gegen 0,6 mm beim Embryo B von ihr bedeckt sind. — Am Oberschnabel ist die Sonderung der Epidermis in die schon beim Embryo A mit *Ep* und *H* bezeichneten Schichten noch durchgreifender. Die dem *Stratum cylindricum* direkt aufliegende untere Schicht *H* hat nicht nur relativ, sondern auch absolut an Flächenausdehnung zugenommen, indem sie jetzt, gegen 0,42 mm beim Embryo A, 4,5 mm vom Oberschnabel des Embryo C überzieht. Es findet sich daher die Schicht *H* nicht nur an der Stelle des Eizahnes, sondern auch an den diesem angrenzenden Teilen des Oberschnabels, wo jedoch die Zellen nicht wie in der Eizahnanlage senkrecht zur Oberfläche stehen, sondern abgeplattet sind. Die Partie, welche den Eizahn bilden wird, ist infolge der bei der Entkalkung verwendeten Pikrinsäure an meinen Schnitten stark gelb gefärbt, während die an den Eizahn grenzenden Teile der Schicht *H* die gelbe Farbe noch nicht angenommen haben.

Die über *H* liegende Schicht *Ep* hat eine Flächenausdehnung von 4,7 mm gegen 0,77 mm beim Embryo A erreicht. Sie ist auch in die Dicke gewachsen, obgleich sich die Zahl ihrer Zellenlagen nicht mehr vergrößert hat. Dieses Wachstum wurde dadurch bedingt, daß die Zellen selbst an Volumen zunahmen, indem ihr Durchmesser jetzt 0,026 mm gegen 0,014 mm beim Embryo A beträgt.

Das Innere der Zellen ist jetzt weit mehr mit Keratohyalinkörnern vollgepfropft, die namentlich in den äußersten abgeplatteten

Zellen, wo der Kern schon zu degenerieren beginnt, sich zu größeren Körnern vereinigt haben.

## 2. Das Skelet.

Die unteren Muscheln sind jetzt vollkommen ausgebildet. Sie bestehen aus hyalinem Knorpel und umfassen die Nasengänge bis zu den Riechhöhlen, welche in den viel kleineren oberen Muscheln liegen.

Was die Knochen des Oberschnabels betrifft, so haben sich die beiden Hälften des Prämaxillarkörpers vorn zu einem unpaaren dreieckigen Knochenstück, das von vielen Blutgefäßkanälchen durchzogen ist, vereinigt. Von seinen noch getrennten Fortsätzen sind die Processus nasales und maxillares bereits zarte Knochen-spangen, die Processus palatini legen sich gerade an.

Der Körper des Maxillare und seine Fortsätze sind bedeutend stärker geworden; auch die Fortsätze der Nasalia erscheinen jetzt bereits als dünne Knochenbälkchen.

Der vorher paarig angelegte Vomer schließlich ist unterhalb des Septums verschmolzen und stellt nun einen unpaaren Knochen dar, der nach hinten zwei schwache Fortsätze entsendet.

Im Unterschnabel hat sich der MECKEL'sche Knorpel an seinem vorderen Ende noch verlängert, sodaß der Raum zwischen beiden Knorpeln nur noch sehr gering ist. Ebenso stoßen die Dentalia an der Unterschnabelspitze fast an einander.

Operculare, Angulare und Supraangulare haben sich unwesentlich vergrößert; es sind die betreffenden Teile noch durch breite Bindegewebszüge voneinander getrennt.

## 3. Die Gänge des Oberschnabels.

Der Nasengang und der Ausführungsgang der Nasendrüse haben sich nicht verändert; die Thränenkanalanlage ist größer geworden und hat eine mehr dreizipflige Form angenommen. Der beim Embryo B erwähnte Luftraum hat sich bedeutend erweitert und durchsetzt den Oberschnabel, nach vorn fast bis zu dem Körper des Maxillare reichend.

## 4. Die Mundhöhle.

Die Erhebung *ar* (cf. Fig. 15) an der Spitze des Oberschnabels hat sich jetzt bereits zu einer ansehnlichen Platte herausgebildet, welche eine Flächenausdehnung von 0,3 cm besitzt. Auf den Ausstülpungen zu beiden Seiten der zum Choanenspalt führenden Rinne.



die sich nun auch auf die Seiten der Choanen ausdehnen, haben sich 3 flache Leisten hervorgewölbt, zu denen vom Mundwinkel aus noch eine vierte entstanden ist. Auch der Mundboden zeigt jetzt auf jeder Seite 2 Ausstülpungen, während die Zunge noch eine ziemlich glatte Oberfläche aufweist. — Zahlreiche, in mehreren Reihen angeordnete Schleimzellen, die in Fig. 11 abgebildet sind, haben sich hier sowohl in der ganzen Mundhöhle als auch in den Choanen auf der Mucosa entwickelt.

### Embryo D.

Bei dem 6,9 cm messenden Embryo D betrug die Länge des Oberschnabels 1,2 cm, die des Unterschnabels bis zum Porus acusticus externus 1,9 cm.

#### 1. Die Epidermis.

Fig. 3 gibt uns ein Bild von der Epidermis des Unterschnabels an der Schnabelspitze. Zum ersten Male hat sich nun auch hier eine Sonderung in 2 getrennte Epithelschichten vollzogen. Die obere derselben, *Ep*, die beim Embryo B und C direkt über den Cylinderzellen der Schleimschicht lag, hat jetzt zwar nicht mehr an Zellenlagen, wohl aber an Flächenausdehnung zugenommen, da sie über 3 mm den Unterschnabel von der Spitze an bedeckt. Es haben sich hier die Keratohyalinkörner vergrößert, die obersten Zellenlagen sind noch mehr abgeplattet. Zwischen diese Schicht *Ep* und die Cylinderzellen ist nun auch hier eine Schicht *H* getreten, deren Zellen abgeplattet sind und wie in der Schicht *H* am Oberschnabel große, ganz intakte, bläschenförmige Kerne besitzen, während die Kerne in der oberflächlichen Schicht *Ep* namentlich in den äußersten Zellenreihen meist degeneriert sind.

Fig. 7 und 8 sind Bilder aus den Epithelschichten des Oberschnabels vom Embryo D. Die untere der bereits besprochenen Zellenschichten, *H*, hat noch mehr an Flächenausdehnung zugenommen. Es haben sich die obersten Lagen dieser Schicht, wie schon beim Embryo C, ebenfalls durch Pikrinsäure stark gelb gefärbt, doch beschränkt sich diese gelbe Zone nun nicht allein auf die Stelle des Eizahnes, der nicht mehr papillenartig wie in Fig. 5, sondern turmförmig, wie es Fig. 7 zeigt, emporragt. Es sind nun auch die obersten Lagen der an den Eizahn angrenzenden Schicht *H*, welche sich ja schon beim Embryo C auf die Schnabelscheiden ausgedehnt hatte, gelb tingiert worden, doch hat sich, wie Fig. 8 bei

420-facher Vergrößerung zeigt, nur das Protoplasma der Zellen gelb gefärbt, während die Kerne die blaue Farbe des Hämalans angenommen haben.

Die über *H* liegende Schicht *Ep* ist mit der fortschreitenden Entwicklung von *H* dünner geworden; sie besitzt nicht mehr die gleiche Dicke wie beim Embryo C, trotzdem ihre polygonalen Zellen noch größer geworden sind. Die oberflächlichsten Zellen sind größtenteils gelockert, teils auch ganz abgehoben. In den Zellen zeigen die kleineren Keratohyalinkörner noch mehr die Neigung, miteinander zu verschmelzen; einige Stellen machen, wie Fig. 8 *Ep* zeigt, den Eindruck, als ob das Keratohyalin sich bereits verflüssigen würde.

## 2. Das Skelet.

Der Körper des Praemaxillare ist jetzt ein ziemlich fester unpaarer Knochen, der an der Spitze des Schnabels nicht mehr seine Entstehung aus zwei Teilen erkennen läßt. Seine Nasenfortsätze, die noch von einander getrennt sind, sowie die Processus maxillares sind bedeutend stärker geworden, der Processus palatinus weist jetzt auch schon einige Knochenzellen auf. Alle anderen Knochen des Oberschnabels haben sich wesentlich vergrößert, ohne jedoch sich gegenseitig zu berühren. Im Unterschnabel zeigt der MECKEL'sche Knorpel, der an seinem hinteren Ende als Articulare rinnenförmig zur Aufnahme des Quadratum ausgehöhlt ist, an seinem anderen Ende eine solch enge Anlehnung beiderseitiger Knorpelstücke, daß es fast scheint, als wären beide Teile an der Unterschnabelspitze vereinigt; es ist jedoch noch eine geringe Spur feinen Bindegewebes zwischen den beiden vorderen Enden. Von den Belegknochen hat nun besonders das erst später entstandene Operculare an Knochensubstanz zugenommen; die anderen Deckknochen des Unterkiefers haben alle wesentlich an Flächenausdehnung gewonnen.

## 3. Die Gänge des Oberschnabels.

In Figur 15 habe ich diese Gänge aus den vom Embryo D gefertigten Schnittserien rekonstruiert.

Der Nasengang *A*, hat sich gegen die vorher geschilderten Stadien nicht wesentlich verändert. Es haben sich in der Vorhöhle  $\alpha$  die Keratohyalinkörner, in der Choane  $\beta$  die in Fig. 11 abgebildeten Schleimzellen vermehrt, in der Riechhöhle  $\gamma$  sind jetzt

in das hohe Epithel einige Drüsenschläuche eingebettet, welche später zur Feuchthaltung dieses Teiles dienen sollen.

Die Thränenkanalanlage  $B_1$  stellt immer noch einen soliden Epithelstrang dar. Ebenso der Ausführungsgang der Nasendrüse  $D_1$ .

Der Luftraum  $C_1$  hat hier seinen Höhepunkt erlangt, indem er noch bedeutend weiter geworden ist und auch eine noch größere Flächenausdehnung erreicht hat; er erstreckt sich jetzt, über den Palatina verlaufend, nach vorn fast bis zum Körper des Maxillare und nach hinten bis an die hinterste Grenze der Palatina.

#### 4. Die Mundhöhle.

Die Platte an der Spitze des Oberschnabels, *ar* in Fig. 15, die sich noch ansehnlicher entwickelt hat, ist jetzt in der Mittellinie nach innen gefaltet.

An den Leisten, welche sich auf den wallartigen Erhebungen des Oberschnabels zu beiden Seiten der zur Choane führenden Rinne und des Choanenspaltes hervorgewölbt hatten, ist hier in kurzen Abständen eine stärkere Zellwucherung des embryonalen Bindegewebes wahrnehmbar, eine Erscheinung, welche uns die erste Entstehung der später die Mundhöhle bedeckenden Papillenreihen repräsentiert. Derselbe Vorgang ist jetzt auch auf den leistenförmigen Erhebungen am Mundboden und auf der Zunge zu konstatieren. — In der ganzen Mundhöhle haben sich die auf der Mucosa liegenden Schleimzellen, die vom Embryo C in Fig. 11 abgebildet sind, noch wesentlich vermehrt.

#### Embryo E.

Der nächstgrößte Embryo E, welcher vom Scheitel bis zur Bürzeldrüse 8,6 cm maß, zeigt von dem vorher beschriebenen Stadium D keine besonderen Abweichungen. An dem Epithel hat zwar die Schicht *H* an Höhe und Flächenausdehnung zugenommen, die darüber liegende Schicht *Ep* an Dicke noch mehr abgenommen.

Ich kann deshalb dieses Zwischenstadium übergehen und zur Beschreibung des ältesten der vorhandenen Embryonen übergehen.

Das Ausschlüpfen aus dem Ei soll nach STUDER (1878, p. 424) in einer Größe von ca. 15 cm erfolgen, der größte mir zur Verfügung stehende Embryo maß ca. 12 cm. Es scheint jedoch STUDER, nach seiner Abbildung zu urteilen, von der Schnabelspitze bis zur Bürzeldrüse gemessen zu haben, so daß der von

ihm gezeichnete Embryo von dem größten unserer Sammlung, der vom Scheitel bis zur Bürzeldrüse gemessen wurde, nur unwesentlich abweichen würde.

### Embryo F.

Die Länge des Oberschnabels betrug 1,8 cm, die des Unterkiefers von der Spitze bis zum Porus acusticus externus 2,7 cm.

Ich brauchte über 3 Wochen zur Entkalkung dieses Objektes; auch war die Hornbildung namentlich an der Oberschnabelspitze bereits so weit vorgeschritten, daß das Präparat dort nur mit großer Mühe durch das Mikrotommesser in Serienschnitte zerlegt werden konnte. — Das makroskopische Aussehen dieses Schnabels unterschied sich bereits äußerlich wesentlich von den übrigen vorher untersuchten Embryonen; denn bei diesen hatte der Schnabel eine weißliche Farbe, der Schnabel des Embryo F aber war durch jetzt auftretendes Pigment in der Schleimschicht an der Basis schwärzlich gefärbt und hatte eine fleischfarbene Spitze, die mit einer sehr scharfen Hornkuppe, dem sog. Eizahn, versehen war.

### 1. Das Epithel.

Ein Bild von dem Epithel des Unterschnabels nahe der Spitze giebt Fig. 4. Beim Embryo F hat die Schicht *H* im Vergleich zu den vorhergehenden Stadien bedeutend sowohl an Dicke als auch an Flächenausdehnung zugenommen. Ihre obersten Zellenlagen, die sich unter Schrumpfung des Kernes stark abgeplattet haben, sind teils gar nicht, an manchen Stellen leicht gelblich gefärbt worden; doch beschränkt sich die gelbe Zone nur auf die Schnabelspitze, während der hintere Teil der Schicht *H* vollkommen der in Fig. 3 vom Embryo D mit *H* bezeichneten gleicht. Die über *H* liegende Schicht *Ep* hat nun auch noch mehr an Dicke abgenommen; die Keratohyalinkörner sind hier über die ganze Zelle bis auf eine freie Randzone verteilt.

Ein Querschnitt durch das Epithel des Oberschnabels dicht hinter dem Eizahn ist in Fig. 9 bei 25-facher Vergrößerung wiedergegeben. Der dort zwischen *a* und *b* liegende Teil wurde bei 420-facher Vergrößerung in Fig. 10 abgebildet. — Es zeigt Fig. 9 ganz deutlich, daß die Schicht *H* sich nicht allein über die ganze Cirkumferenz des Oberschnabels ausgebreitet hat, sondern daß die obersten Zellenlagen der Schicht *H* sogar jetzt überall, und nicht



wie früher nur in der Gegend des Eizahnes an meinen Schnitten sich durch Pikrinsäure gelb gefärbt haben. Die Zellen dieser gelben Zone, deren Kerne meist ganz geschrumpft sind, zeigen eine starke Abplattung; ihre Zellgrenzen sind oft schon ziemlich undeutlich geworden.

Durch das enorme Dickenwachstum der Schicht *H* ist das darüberliegende stratum *Ep* jetzt sehr stark reduziert. Es besteht nur noch aus wenigen Lagen abgeplatteter Zellen, deren Kerne vollständig degeneriert, und die mit Keratohyalinkörnern ganz voll gefüllt sind. Die ganze Schicht ist, wie dies Fig. 9 zeigt, an meinen Schnitten von der darunter liegenden gelben Zone meist abgehoben, so daß es den Anschein hat, als ob dieses schmale, noch übrig gebliebene Band beim Auskriechen in toto abgeworfen würde. — Ich will jedoch noch später bei dem Kapitel über die Hornbildung am Vogelschnabel darüber sprechen.

## 2. Das Skelet.

Beim Embryo *F* will ich neben den Veränderungen, welche sich an dem Skelet im Vergleich zu dem Embryo *D* vollzogen haben, vor allem die Lagebeziehungen der einzelnen Skeletstücke etwas ausführlicher behandeln, da die verschiedenen Teile meist schon fertig ausgebildet, aber noch vollkommen von einander getrennt und daher leichter zu beschreiben sind als die teilweise verschmolzenen Knochenstücke des erwachsenen Pinguins. Abbildungen der einzelnen Skeletteile sind in den Textfiguren III und IV wiedergegeben.

Im Oberschnabel ist das Septum nasale *s*, das die beiden Nasengänge vollständig trennt und aus hyaliner Korpelmasse besteht, rückgebildet; es ist jedoch nicht so sehr komprimiert, daß es zu einer senkrechten Platte geworden ist, sondern hat immer noch seinen elliptischen Querschnitt beibehalten. Nach hinten wird die Nasenscheidewand durch das Septum interorbitale, das durch starke Entwicklung der Augen aus den Keilbeinflügeln zu einer dünnen Knorpelplatte umgebildet ist, fortgesetzt.

Die Muscheln *c* sind hier ebenfalls knorplig. Es ist beim Pinguin je eine untere größere, welche den in Fig. 15 mit  $\alpha$  und  $\beta$  bezeichneten Teil des Nasenganges  $A^1$  umfaßt, und je eine kleinere obere, in welche die Riechhöhle  $\gamma$  eingeschlossen ist, vorhanden.

Das Praemaxillare ist ein kräftiger, unpaarer, dreieckiger Knochen, welcher die Spitze des Oberschnabels bildet, von zahl-

reichen Blutgefäßkanälchen durchsetzt ist und 3 gut entwickelte paarige Fortsätze entsendet. Die Processus nasales  $pm_1$  bilden das Dach der Nasenhöhle und sind noch durch einen schmalen Spalt getrennt; die Processus maxillares  $pm_2$  legen sich lateral an das Maxillare und stellen einen Teil des unteren Schnabelrandes dar; die Processus palatini  $pm_3$  beteiligen sich an der Bildung

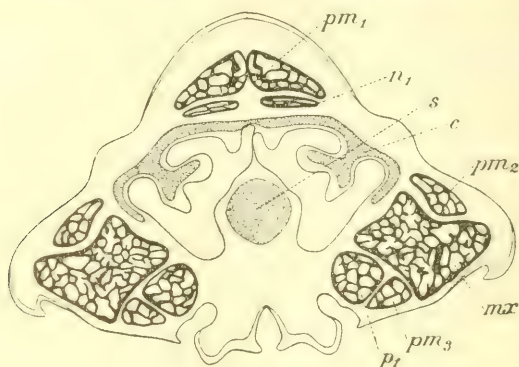


Fig. III.

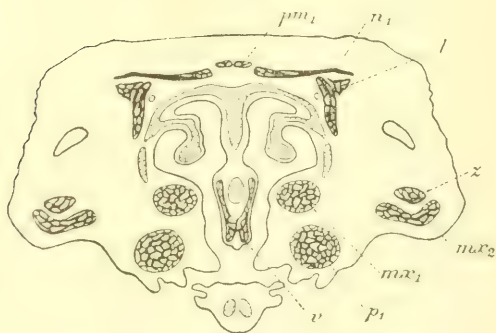


Fig. IV.

Fig. III und IV *s* Septum, *c* Concha,  $pm_1$  Processus nasalis praemaxillae,  $pm_2$  Processus maxillaris praemaxillae,  $pm_3$  Processus palatinus praemaxillae, *mx* Maxilla,  $mx_1$  Proc. palatinus maxillae,  $mx_2$  Proc. zygomaticus maxillae, *p* Palatinum,  $p_1$  Proc. maxillaris palatinus, *z* Os zygomaticum, *l* Os lacrymale, *v* Vomer,  $n_1$  Proc. praemaxillaris ossis nasalis. (Querschnitte.)

des Gaumendaches an der Schnabelspitze und legen sich mit den vordersten Enden der Gaumenbeine an die mediale Seite des Maxillare. Das paarige Maxillare *mx* ist jetzt ein ansehnlich entwickelter, sich lang hinziehender, rhombisch gestalteter Knochen, der an der Bildung des seitlichen Schnabelrandes und des Mundhöhlendaches beteiligt ist und sich vorn keilförmig zwischen

Maxillarfortsatz des Zwischenkiefers  $pm_2$  einerseits und die Gaumenfortsätze des Praemaxillare  $pm_3$  und Palatinums  $p_1$  andererseits schiebt. Er entsendet nach der Schnabelwurzel zu 2 Fortsätze, von denen der stärkere innere der Processus palatinus,  $mx_1$  in Textfigur IV, über dem vorderen Teile des Palatinums verläuft, von diesem aber durch eine breite Bindegewebsbrücke getrennt bleibt. Der äußere schwächere Fortsatz, der Processus zygomaticus  $mx_2$ , legt sich an den unteren Rand des Jochbeins.

Das paarige Palatinum  $p$ , das vorn bis an das Praemaxillare reicht und mit seinem Maxillarfortsatz,  $p_1$  in Textfigur III, das Maxillare medial begrenzt, verläuft in seinem vorderen Teile unter dem Processus palatinus des Maxillare und wird in seiner weiteren Ausdehnung zu einer breiten Platte, welche den größten Teil des knöchernen Gaumendaches bildet. Die beiderseitigen Knochen bleiben jedoch bis auf ihre hintersten Enden, mit denen sie zusammenstoßen, weit von einander durch die Choanen getrennt.

Der Vomer  $v$ , der unter dem Septum nasale liegt, ist ein unpaarer Knochen, dessen 2 nach hinten gerichtete Fortsätze sich unter die hintersten Enden der zusammenstoßenden Palatina legen. Er bildet die mediale Grenze der Choanen; die laterale Grenze wird durch den Palatinfortsatz des Maxillare  $mx_1$  und durch das Palatinum  $p$  dargestellt. — Von den Knochen des Oberschnabels sind schließlich noch die Nasalia zu erwähnen, welche in Form dünner Knochenplatten das Dach des Schnabels an der Schnabelwurzel bilden, vorn durch die Prämaxillarfortsätze getrennt sind, weiter nach hinten aber mit ihren inneren Rändern sich fast berühren; mit den äußeren Rändern stoßen sie an das Thränenbein I. Sie besitzen 3 paarige Fortsätze, von welchen die Processus praemaxillares  $n_1$  sich zum Teil unter die Nasenfortsätze des Zwischenkiefers schieben und die innere obere Begrenzung der Apertura narium externa formieren. Die äußere obere Begrenzung der Apertura bildet der stärkere Processus maxillaris des Nasenbeines, während der dritte Fortsatz, der Processus frontalis, sich über das Stirnbein schiebt.

Im Unterschnabel des Embryo F hat der MECKEL'sche Knorpel seinen Höhepunkt schon überschritten. Er reicht nicht mehr bis zur Symphyse, die von den beiden Dentalien vollständig ausgefüllt wird, und beginnt bereits zu atrophieren. Im hinteren Abschnitt hat sich sein Umfang unwesentlich verkleinert, ohne daß histologische Merkmale der Atrophie nachzuweisen wären; weiter nach vorn ist seine Verjüngung schon bedeutender, und im vordersten

Abschnitt ist von dem Knorpel überhaupt nichts mehr aufzufinden. Die Atrophie beginnt also an der Unterschnabelspitze und setzt sich von dort aus nach hinten fort. — Der Knorpel ist in seiner ganzen Ausdehnung von den ansehnlich entwickelten Belegknochen des Unterkiefers vollständig bedeckt. Die Dentalien bilden die Symphyse, stoßen aber nur an der äußersten Spitze zusammen, ohne ganz miteinander zu verwachsen, und formieren die äußere und obere Seite der ersten Unterkieferhälfte. Ungefähr in der Mitte besitzen sie an ihrer äußeren Seite für den Durchbruch der Gefäße des Unterkiefers eine Oeffnung, die sich nach vorn zu in eine lange Rinne auszieht.

Das paarige Operculare, das an der medialen Seite des MECKEL'schen Knorpels liegt, stößt an den unteren Rand des Dentale und bildet fast die ganze mediale Wand des Unterkiefers. — Das paarige Angulare liegt am hinteren unteren Unterkieferrande. Es schiebt sich bis über die innere Fläche des Dentale; über ihm liegt das Supraangulare und das noch knorplige Articulare.

Das paarige Supraangulare schließlich bildet die Hauptmasse des hinteren oberen Teiles des Unterkiefers; es reicht vorn bis an das Dentale, stößt unten an das Angulare und legt sich an die laterale Seite des Articulare.

Alle diese erwähnten Unterkieferknochen sind, trotzdem sie sich innig berühren, ebenfalls noch nicht miteinander verwachsen; die Verschmelzung findet erst in noch späteren Stadien, wahrscheinlich erst nach dem Auskriechen statt, doch bleiben auch dann noch Nahtspuren zurück.

### 3. Die Gänge des Oberschnabels.

Hier zeigt sich die vorgeschrittene Entwicklung des Embryo F recht deutlich.

Der Nasengang hat zwar seine einmal angenommene Formgestaltung beibehalten; doch nur in dem Epithel der Vorhöhlen ist eine Veränderung eingetreten, indem sich jetzt auch hier eine Sonderung in zwei getrennte Schichten vollzogen hat. Unter den schon vorhandenen, Keratohyalin enthaltenden Zellreihen ist nun eine neue Schicht entstanden, welche in ihrem Aussehen der in Fig. 3 mit *H* bezeichneten Zone gleicht, nur daß hier die betreffenden Zellen noch mehr abgeplattet sind. — In dem Epithel der Riechhöhle hat sich die Zahl der beim Embryo D entstandenen flaschenförmigen Drüsenschläuche noch bedeutend vermehrt, doch waren auch hier wie in den vorher geschilderten Stadien



die Endausbreitungen des Riechnerven nicht wahrnehmbar; M. SCHULTZE (1863, p. 48) glaubt, daß dieselben infolge der für unsere Schnittserien notwendigen starken Erhärtung der Objekte meist unkenntlich sind.

Die Thränenkanalanlage (cf. *B*<sub>1</sub> in Fig. 15), die in den früheren Stadien durch einen soliden Epithelstrang dargestellt wurde, weist jetzt bereits ein weites Lumen auf, was nach BORN (1879, p. 420) nicht auf einer Auflösung der Epithelzellen, sondern auf einem Auseinanderweichen derselben beruhen soll. Der Kanal beginnt mit 2 Thränenröhrchen, von denen das untere größer ist als das obere, am vorderen Augenwinkel und zieht alsdann nach der Vereinigung der beiden Thränenröhrchen, die noch in der Augengegend erfolgt, als ein dreizipflig gestalteter Kanal dicht unter der äußeren Haut schräg nach innen und abwärts, ohne jedoch mit den Knochen des Gesichts in nähere Berührung zu treten. Er läuft nahe dem unteren Rande des Processus maxillaris des Nasenbeines in die Nasenhöhle und mündet über dem Processus palatinus des Maxillare ganz kurz vor der Choane in die Mundhöhle, und zwar in die erwähnte Rinne in der Mittellinie.

Der Ausführungsgang der Nasendrüse (cf. *D*<sub>1</sub> in Fig. 15) weist nun ebenfalls ein Lumen auf. Er führt von der ziemlich großen Nasendrüse, welche auf der Oberfläche der Stirn- und Nasenbeine nahe dem Orbitalrande gelegen ist, nach abwärts, biegt dann in die Nasenhöhle, wo er lateral von der inneren Fläche des Lacrymale, oben von dem Körper des Nasale und medial von der oberen Muschel begrenzt wird, und mündet, nach unten sich mehr der Mittellinie zuneigend, kurz vor der Choane unter der vorderen Muschel in die Vorhöhle des Nasenganges, und zwar noch vor der Thränenkanalmündung.

Der beim Embryo D sehr große Luftraum schließlich hat wieder bedeutend an Ausdehnung verloren (cf. *jC*<sub>1</sub> in Fig. 15), indem er von seiner Abzweigungsstelle, dem vorderen Teile der Riechhöhlen, nur noch als ein enger Blindsack jederseits schräg nach rückwärts und abwärts bis zu den hintersten Enden der Palatina zieht. Er gleicht so wieder dem erst im Entstehen begriffenen Luftraum beim Embryo B.

#### 4. Die Mundhöhle.

Wie zuerst an der Epidermis des Ober- und Unterschnabels und alsdann in den Vorhöhlen der Nasengänge, so sind nun auch hier in dem Bereiche der Mundhöhle (cf. Fig. 12) in den äußersten

aus der Schleimschicht stammenden Zellen Keratohyalinkörner aufgetreten. Solche Keratohyalin enthaltenden Zellen sieht man am Dache der Mundhöhle sowohl auf der hervorgewölbten Platte an der Spitze des Schnabels, als auch auf den Leisten zu beiden Seiten der Mittellinie, auf denen sich bereits einige Papillen stärker herausgebildet haben, ferner auf den Papillen der Zunge und des Mundbodens. Die Keratohyalinkörner erfüllen, wie Fig. 12 zeigt, auch das Protoplasma der Schleimzellen, deren Kerne meist degeneriert sind.

Die Speicheldrüsen, die nach OPPEL (1900, p. 557) bei den meisten Sumpf- und Wasservögeln äußerst spärlich ausgebildet sind, entwickeln sich bei *Eudytes chrysocome* sehr spät, da erst bei den ältesten Embryonen wenige tubulöse Drüsen am Dache der Rachenhöhle hinter den Choanen wahrnehmbar sind.

### Der erwachsene Pinguin.

Nachdem ich über den größten mir zur Verfügung stehenden Embryo F ziemlich ausführlich berichtet, kann ich mich bei der Schilderung des Schnabels vom erwachsenen Pinguin — denn ein Zwischenstadium war leider nicht vorhanden — kurz fassen, indem ich nur das hervorhebe, was von den vorher geschilderten Stadien abweicht.

Der von mir untersuchte erwachsene Pinguin hatte eine Länge von 38 cm, die Länge des Oberschnabels betrug 8 cm, die des Unterschnabels  $9\frac{1}{2}$  cm. — Die Farbe des Schnabels, der eine dicke Hornbekleidung sowohl am Ober- als am Unterkiefer aufweist, soll am lebenden Exemplar ziegelrot sein, sie ist aber bei den konservierten Exemplaren wahrscheinlich infolge der Behandlung mit Formol und Alkohol gelbbraun geworden. — Die Hornscheiden des Oberschnabels setzen sich aus drei Teilen zusammen und bleiben durch deutliche Rinnen von einander getrennt. Die Hornbekleidung des Praemaxillare, welche sich am frühesten entwickelt, hat eine Flächenausdehnung von  $5\frac{1}{2}$  cm, die seitlichen Hornscheiden, die über den Maxillen liegen, sind ca. 4 cm lang.

An den hintersten Enden sind die Hornscheiden von einander durch die zwischen sie sich einschiebende Kopfhaut, die mit Federn dicht besetzt ist, getrennt. — Die Hornbekleidung des Unterkiefers, die aus zwei Teilen besteht, hat in der Mitte nur eine Flächenausdehnung von 1,5 cm, während die Hauptmasse wie beim Embryo so auch hier sich auf die Seiten verteilt, wo das Horn eine Länge von 5 cm, von der Spitze an gerechnet, besitzt.

### 1. Das Skelet.

Die am embryonalen Oberschnabel knorpelig ausgebildeten Teile, nämlich das Septum nasale und die Muscheln, haben sich auch hier knorpelig erhalten.

Der Körper des Praemaxillare ist ein fester unpaarer Knochen, seine Processus nasales jedoch sind von einander durch eine deutliche Naht getrennt, ebenso wie die Nasalia. Das Praemaxillare ist mit dem paarigen Maxillare und Nasale zwar verwachsen, doch sind überall noch deutliche Spuren der Verwachsungslinie hinterlassen. Die Palatina bleiben, da *Eudytes chrysocome* zu der Gruppe der Schizognathen gehört, durch die Choanen auch hier weit von einander getrennt. Sie stoßen nur mit ihren hintersten Enden zusammen, wo sie mit den Fortsätzen des unpaaren Vomers und dem Rostrum sphenoidale verschmelzen. Die vordersten Enden der beiden Palatina verwachsen mit den Palatinfortsätzen des Praemaxillare.

Im Unterschnabel ist der MECKEL'sche Knorpel vollständig geschwunden; das Articulare, sein hinterstes Ende, ist verknöchert und mit dem Supraangulare, Angulare und Operculare verschmolzen, während dieser zusammengewachsene Teil des Unterkiefers von dem Dentale durch eine deutliche Naht getrennt bleibt. Die beiderseitigen Dentalia selbst sind nur an der äußersten Spitze mit einander verwachsen.

### 2. Die Gänge des Oberschnabels.

Diese haben hier die schon beim ältesten Embryo angenommene Gestaltung beibehalten. Die Vorhöhlen der Nasengänge sind nun bis zur Choane vollständig mit einer dünnen Hornschale ausgekleidet, während hier wie an dem äußeren Epithel und an dem Epithel der Mundhöhle eine Keratohyalin enthaltende Zellschicht fehlt. — Vollständig verschwunden ist jetzt der schon beim ältesten Embryo F stark rückgebildete Luftraum im Oberschnabel.

### 3. Die Mundhöhle.

Die Anatomie der Mundhöhle beim Pinguin hat WATSON (1883, p. 170 u. 171) bereits eingehend geschildert. Er spricht p. 171 von „two elongated hardened plates“, welche sich am vordersten Teile des Gaumens befinden. Ein Bild von diesen ist in Fig. 13 *ar* gegeben. Sie entsprechen der Ausstülpung, die sich schon während

des Embryonallebens am Dache der Mundhöhle gebildet hatte. In der That sieht es äußerlich aus, als wenn hier 2 Platten vorhanden wären. Doch eine Untersuchung, sowie auch die Entwicklung derselben lehrt uns, daß hier eine einzige Platte vorliegt, welche sich schon während der Embryonalzeit in der Mittellinie nach innen gefaltet hat. Eine mikroskopische Untersuchung, die WATSON nicht gemacht hat, giebt ein überraschendes Bild von der Menge der HERBST'schen Körperchen, welche in diese Platte eingebettet sind. Fig. 14, ein Stück eines Horizontalschnittes durch diese „hardened plates“, bei 6-facher Vergrößerung gezeichnet, zeigt uns die Anordnung dieser Körperchen, die in größeren Haufen nicht zu nahe der Oberfläche meist parallel zu derselben liegen. Die Körperchen selbst gleichen den VATER-PACINI'schen; im Vogelschnabel wurden diese zuerst von HERBST (1848, p. 162—164) entdeckt und daher dort allgemein „HERBST'sche Körperchen“ genannt. Bereits eine große Litteratur ist über diese seitdem erschienen; man findet die Angaben der einzelnen Forscher ausführlich von HEIDECKE (1897, p. 13—22) wiedergegeben. Die im Pinguinschnabel gefundenen Körperchen sind ovoide Gebilde, die in ihrer Gestalt den von HEIDECKE (1897, p. 23—30) beschriebenen vom Schnabelwulst des Sperlings gleichen. Die HERBST'schen Körperchen im Entenschnabel wurden von SCYMONOWICZ (1897, p. 347 ff.) ausführlich geschildert. Der Längsdurchmesser eines beim Pinguin gefundenen Körperchens beträgt 0,132—0,189 mm, die größte Breite 0,082—0,101 mm, die Dicke des Körperchens betrug im allgemeinen 0,09 mm. HEIDECKE (1897, p. 22) fand die HERBST'schen Körperchen im Schnabelwulst des Sperlings 0,088 mm lang und 0,05 mm breit, SCYMONOWICZ (1897, p. 347) die im Entenschnabel 0,120—0,160 mm lang und 0,070 bis 0,095 mm breit, so daß die HERBST'schen Körperchen beim Pinguin noch etwas größer sind als die im Entenschnabel. Bemerkenswert ist, daß ich nur diese eine Art von Endkörperchen, die stets nur auf die Platte am Eingang der Mundhöhle konzentriert waren, fand, so daß diese Area allein als Tastapparat für die eingenommene Nahrung zu wirken scheint. Sie ist wie die ganze Mundhöhle (cf. Fig. 14) mit einer dünnen Hornschale bekleidet.

Hinter dieser Platte haben sich, wie Fig. 13 zeigt, nun am Dache der Mundhöhle zu beiden Seiten der Choane je 3 Reihen stark verhornter, nach rückwärts gebogener Papillen herausgebildet, denen sich von dem Mundwinkel an je eine 4. Reihe hinzu-



gesellt. Die Zunge ist mit 9 Reihen, der Unterkiefer mit je 2 Reihen solcher Papillen zu beiden Seiten der Mittellinie bedeckt. — Von den Speicheldrüsen, die auch beim erwachsenen Pinguin äußerst spärlich entwickelt sind, erwähnt bereits WATSON (1883, p. 371) drei kleine Drüsengruppen, die Parotis-, Gaumen- und Zungengruppe.

Hiermit hätte ich nun den ersten Teil meiner Arbeit erledigt. Ich will nun in dem zweiten besonders die Bildung des Hornes am Vogelschnabel besprechen und alsdann noch einige zusammenfassende Betrachtungen anstellen über die Entstehungsweise der einzelnen Organe bei *Eudytes chrysocome* im Vergleich zu den Angaben, welche über andere Vögel bereits in der Litteratur vorhanden sind.

### Die Beziehungen der Epidermis zur Hornbildung am Schnabel von *Eudytes chrysocome*.

Bei der Entwicklung der Epidermis am Schnabel war vor allem das massenhafte Auftreten von Körnchen in der von mir mit *Ep* bezeichneten äußeren Epithelschicht besonders auffällig.

AUFHAMMER (1869, p. 192) wies das Auftreten solcher Körnchen zuerst in der menschlichen Hohlhand nach. Ihm folgte LANGERHANS (1873, p. 737), welcher behauptete, daß diese Körnchen sich in der gesamten Epidermis vorfinden; er nannte die mit denselben erfüllte Schicht „Körnerschicht“, die UNNA (1876, p. 688) als „Stratum granulosum“ bezeichnete. Die Körnchen selbst wurden von RANVIER (1879, p. 89) als Flüssigkeitstropfen erklärt und mit dem Namen „Eleidin“ belegt. WALDEYER (1882, p. 161) dagegen hat ihre mehr feste, gallertartige Konsistenz festgestellt und sie wegen ihres Verhaltens gegen chemische Reagentien „Keratohyalin“ genannt, eine Bezeichnung, welche jetzt allgemein üblich ist. — RABL (1897, p. 468) versucht nachzuweisen, daß beide Namen mit Recht bestehen, daß sich das flüssige Eleidin, welches er mit dem Namen „Keratoeleidin“ belegte, aus dem festen Keratohyalin entwickle, und daß die festen Körnchen, nachdem sie verschiedene Veränderungen durchgemacht, schwinden, um einer flüssigen Masse, dem Eleidin, Platz zu machen; diese flüssige Masse solle in den wichtigsten Reaktionen mit den Körnchen übereinstimmen. — Wie ich bereits erwähnte, haben einzelne in Fig. 8 in der Schicht *Ep* vor-

kommende Körnchen in der That den Anschein, als ob sie bereits zu einer mehr flüssigen Masse umgewandelt worden wären. —

Viel ist darüber gestritten worden, woher das Keratohyalin überhaupt stammt. — MERTSCHING (1889, p. 501), POSNER (1889) und SELHORST (1890, p. 7) halten es für ein Zerfallsprodukt des Kernes, d'URSO, ERNST (1892) und TETTENHAMMER (1893, p. 228) glauben, daß es aus dem Chromatin entstanden, RABL (1897, p. 482) ist der Ansicht, daß es ein Umwandlungsprodukt eines nicht näher bekannten Kernbestandteiles sei, KROMAYER (1890) hält es für ein Zerfallsprodukt des Protoplasma, ROSENSTADT (1897, p. 576) und SPRENGER (1898, p. 110) vermuten, daß sowohl Kern als Protoplasma an der Bildung des Keratohyalins beteiligt seien; WEIDENREICH (1900, p. 196) endlich behauptet, daß das Keratohyalin ein Zerfallsprodukt der Interfibrillarsubstanz ist.

Ich selbst habe das Keratohyalin stets zuerst um den Kern herum auftreten, alsdann aber schnell in der ganzen Zelle bis auf eine feine Randzone verteilt gesehen und kann mich der Ansicht ROSENSTADT'S und SPRENGER'S anschließen, indem ich glaube, daß Kern und Protoplasma bei dem Auftreten des Keratohyalins einer Degeneration unterliegen.

Es fragt sich nun, in welcher Beziehung das Auftreten des Keratohyalins zum Hornbildungsprozeß steht.

WALDEYER (1882, p. 149) sagt wörtlich: „Der chemische Vorgang der Hornsubstanzbildung findet in dem Auftreten des Keratohyalins auch einen mikroskopisch sichtbaren Ausdruck“; dieses bestreitet jedoch UNNA (1883), welcher behauptet, daß das Auftreten des Keratohyalins nur eine Begleiterscheinung bei der Verhornung sei, aber stofflich nichts zum Keratin beitrage. Ihm schließt sich RABL (1897, p. 444) an. J. RENAUT (1887) ist der Ansicht, daß das Fehlen des Keratohyalins direkt das Zeichen der echten Hornbildung sei. ROSENSTADT (1897, p. 581) hält sein Keratohyalin enthaltendes Epitrichium für „ein phylogenetisches Organ, welches eine morphologische Vorstufe des Stratum corneum darstellt, während das Keratohyalin als solche der Hornsubstanz anzusehen ist“. THOMS (1896, p. 72) glaubt, daß das Auftreten des Keratohyalins nur das Anzeichen einer mangelhaften Ernährung und dadurch bedingter Degeneration der Zelle sei. Als Beweis für diese Degeneration sieht er die auch von mir konstatierte Volumenzunahme der Keratohyalin enthaltenden Zellen an. Diese kann nach seiner Ansicht um so weniger von der Matrix stammen, als die Zellen sich um so

mächtiger vergrößern, je weiter sie von der Cutis sich entfernen. Dieses Größerwerden könne, wie auch GARDINER (1884, p. 32) beweisen will, nur durch die den Embryo umspülende Amniosflüssigkeit erfolgen. Daher müsse die Zelle nur noch geringe Vitalenergie besitzen, um das Eindringen des Liquor amnii möglich zu machen. Er führt als Beweis heran, daß, „solange der von der lebenden Zelle ausgehende osmotische Druck ihres flüssigen Inhaltes stärker ist als der Druck des Amnioskwasers, letzteres natürlich nicht in die Zelle eindringen könne“. — Als weiteres Anzeichen des Zelltodes sieht er die Degeneration des Kernes und des Protoplasma an.

Ob sich nun die Volumenzunahme der Zellen auf ein Quellen oder doch noch auf eine Wachstumserscheinung zurückführen läßt, möchte ich nicht entscheiden. Daß es sich aber hier um nicht mehr lebensfähige Zellen handeln müsse, beweisen sowohl die Degenerationerscheinungen am Zellkern, als auch der Umstand, daß nach dem Auftreten der bisher mit *H* bezeichneten Schicht die über ihr lagernde Schicht *Ep* ihre äußersten Zellenreihen allmählich verliert und der Rest der Schicht vermutlich in toto abgeworfen wird. — Dennoch aber glaube ich, daß das Keratohyalin, wie UNNA behauptet, eine notwendige Begleiterscheinung bei der Hornbildung sei, da jedesmal, wenn sich die Epidermis zur Bildung der in meinen Figuren mit *H* bezeichneten Schicht anschickte, erst vorher eine Zone Keratohyalin enthaltender Zellen, in Form der Schicht *Ep*, aufgetreten war, sowohl an der Oberfläche des Ober- und Unterschnabels als auch in den Vorhöhlen der Nasengänge und in der Mundhöhle.

Nachdem ich in meinen bisherigen Ausführungen immer nur von einer Schicht *H* und einer Schicht *Ep* gesprochen, möchte ich mich nun, bevor ich über die Hornbildung speciell schreibe, erst über die Benennung der einzelnen Schichten entscheiden.

KÖLLIKER (1861, p. 377) bezeichnet die äußerste Schicht der embryonalen Epidermis als „Hornschicht“. Er berichtet von ihr, daß sie beim Menschen im 2. bis 4. Monat abgestoßen werde. — Dieses hat auch WELKER (1864, p. 24) beobachtet, der nachweist, daß die betreffende Schicht aus mehreren Lagen bestehen kann und bei manchen Tieren, z. B. *Bradypus*, eine zusammenhängende Hülle darstellt, die bis zur Geburt besteht. Er nannte diese Schicht als erster „Epitrichium“, da sich unter ihr die emporwachsenden Haare befänden.

KERBERT (1877, p. 232) spricht von einer „Epitrichialschicht“,



welche „entweder allmählich und teilweise vor der Geburt oder auch nach der Geburt des Tieres verloren geht“. Ihm folgten mit dieser Bezeichnung BATELLI (1880) und JEFFRIES (1883). KERBERT bezeichnete aber nur die äußersten Lagen der Epidermis, die eine starke Abplattung erfahren haben, als Epitrichialschicht, während er die unter dieser liegenden polygonalen Zellen als „Körnerschicht“ zusammenfaßt. Dasselbe thut HAUSMANN (1899, p. 69), indem er von einer „Begrenzungsschicht“ und einer „Körnerschicht“ spricht. Schon GARDINER (1884, p. 14) ist der von KERBERT vorgeschlagenen Scheidung ein und derselben Schicht durch zwei verschiedene Namen entgegengetreten, doch kann auch seine Bezeichnung zu Irrtümern Anlaß geben. Er schreibt auf p. 17: „Es ist in einem bestimmten Entwicklungsstadium geradezu unmöglich, zu unterscheiden, ob die aus der Schleimschicht entstandenen Zellen sich in Hornzellen verwandeln oder ob sie unverhornt bleiben und die Hornschicht bekleiden werden. Deshalb erlaube ich mir, den ganzen die Schleimschicht bedeckenden Teil so lange als Hornschicht zu bezeichnen, bis ein histologischer Unterschied zwischen der eigentlichen Hornschicht und dem Teil, welcher das Horn umhüllen wird, aufgetreten ist.“ Die letztere Schicht nennt er dann nach dem Auftreten der „eigentlichen Hornschicht“ „Epitrichium“.

Die Benennung der über dem Stratum cylindricum liegenden Epidermis in den ersten Entwicklungsstadien als „Hornschicht“ GARDINER's hat ROSENSTADT (1897, p. 578) verworfen, indem er betont, daß man von Anfang an bestimmt wissen muß, welche Zellen verhornen und welche abgestoßen werden, da eben alle Keratohyalin enthaltenden Zellen abgeworfen werden. Er sagt dann (1897, p. 579): „Ich fasse also sämtliche Zellenlagen, die Keratohyalin enthalten, als Epitrichium zusammen, da sie vollständig homolog sind denjenigen, die man bei höheren Wirbeltieren mit diesem Namen belegt.“ —

GARDINER hat nach meiner Ansicht nicht unrecht, wenn er sagt, daß man in einem bestimmten Entwicklungsstadium nicht erkennen kann, ob die aus der Schleimschicht entstehenden Zellen zu Epitrichial- oder zu Hornzellen werden. Denn alle über dem Stratum cylindricum liegenden Zellen haben, wie Fig. 1 und 2 zeigen, noch nicht Keratohyalinkörner ausgeschieden, sodaß der Protest ROSENSTADT's, daß man von Anfang an durch das Vorhandensein der Keratohyalinkörner bestimmt wissen muß, welche Zellen abgestoßen werden, nicht begründet ist. Trotzdem aber ist die Bezeichnung GARDINER's als „Hornschicht“ vor der Sonde-



rung des Epithels in 2 histologisch verschiedene Schichten nicht zulässig, da hierdurch leicht Verwechselungen stattfinden können.

Ich selbst möchte bei der Hornentwicklung am Vogelschnabel zwischen einem „Epitrichium“ und einer „Hornbildungszone“ unterscheiden, indem ich unter „Epitrichium“ alles das verstehe, was zum Teil während, zum Teil am Ende des Embryonallebens abgeworfen wird, und unter „Hornbildungszone“ diejenige Schicht, welche sich später in echtes Horn umwandelt. Von einer „Verhornung“ und einer „Hornschicht“ zu sprechen, halte ich deshalb nicht für geeignet, weil diese Ausdrücke für die obersten Lagen der normalen Epidermis angewendet werden, ein Verhornungsprozeß, welcher nicht mit der Hornbildung am Vogelschnabel identisch ist. Denn, wie z. B. eine Abbildung von STÖHR (1898, p. 296) von der Verhornung der Fußsohle zeigt, liegt dort das Keratohyalin enthaltende Stratum granulosum direkt der Schleimschicht auf und wird von einem Stratum lucidum und einem noch über diesem liegenden Stratum corneum bedeckt; am embryonalen Vogelschnabel dagegen bildet das Keratohyalin enthaltende Stratum granulosum die äußerste Epidermisschicht, und unter dieser entwickelt sich erst ein Stratum corneum.

Als „Epitrichium“ bezeichne ich nun am Schnabel von *Eudytes chrysocome* schon alle diejenigen Zellenlagen, welche der Schleimschicht aufliegen, bevor eine Sonderung in 2 histologisch verschiedene Schichten eingetreten ist, ob die Zellen nun bereits Keratohyalin enthalten oder nicht; denn in allen diesen Zellen findet vor der Sonderung in 2 Schichten thatsächlich noch eine Keratohyalinausscheidung statt. Nach der Scheidung des Epithels in 2 gesonderte Schichten bezeichne ich nun die untere, welche sich bedeutend heller gefärbt hat als die früher entstandenen Zellen, als „Hornbildungszone“, da sich aus ihr das spätere Horn entwickeln wird. Diese Schicht hat mit Ausnahme des Eizahnes, wo die Zellen senkrecht zur Oberfläche stehen, plattere Zellen als der darüber liegende Zellkomplex; sie enthält keine Spur von Keratohyalin, behält lange ihre großen, bläschenförmigen Kerne und hat sich während ihrer weiteren Entwicklung in den obersten Lagen durch Pikrinsäure gelb gefärbt, eine Erscheinung, die, wie FRAISSE, (1881 p. 311) sagt, „als klare Demonstration der Hornmetamorphose“ angesehen werden kann. Die oberflächliche Schicht, die sich nicht durch Pikrinsäure gelb färben läßt, ist dort das Epitrichium. Dieses enthält nach der Sonderung der Epithelschichten in allen seinen Zellen Keratohyalin; es wächst zwar anfangs durch Volumenzunahme seiner Zellen, verliert aber, nachdem sich

die Hornbildungszone zu entwickeln begonnen, allmählich an Zellenlagen, während der Rest vermutlich in toto abgeworfen wird.

Wende ich nun diese Bezeichnungen auf die in dem ersten Teile meiner Arbeit vorkommende Beschreibung an, so sind alle in Fig. 1 und 2 auf der Schleimschicht liegenden Zellenlagen, und nach der eingetretenen Sonderung in 2 histologisch verschiedene Schichten alle mit *Ep* bezeichneten, stets Keratohyalin enthaltenden Lagen „Epitrichium“, da diese nicht bei der Hornbildung verwendet, sondern abgeworfen werden, die unter *Ep* liegende mit *H* bezeichnete Schicht ist dort die „Hornbildungszone“.

Wenn ich nun an der Hand dieser Benennungen die in den einzelnen Entwicklungsphasen konstatierten Erscheinungen an der Epidermis von *Eudytes chrysocome* rekapituliere, so entrollt sich uns folgendes Bild der Epidermisentwicklung am Schnabel:

Bei dem vorhandenen jüngsten Stadium von *Eudytes* ist die Epidermis fast an der ganzen Körperoberfläche zweischichtig, und nur auf den Kiefern hat eine schnellere Zellwucherung stattgefunden. Es sind dort, wie man dies nahe an der Spitze des Unterschnabels in Fig. 1 sieht, aus den Cylinderzellen durch Teilung kubische Zellen entstanden, so daß wir jetzt ein mehrschichtiges Epithel vor uns haben, das nach außen durch die ursprüngliche oberflächliche Lage aus platten Zellen abgeschlossen wird. Durch die Entstehung von neuen Zellen aus der Schleimschicht rücken die älteren immer mehr von der sie ernährenden Matrix ab, und deshalb tritt in ihnen eine Degeneration ein. Die Zellen werden zwar noch größer und nehmen eine mehr polygonale Form an, doch bald sehen wir in ihnen einen Zerfall des Kernes, und mit diesem Hand in Hand gehend das Auftreten des Keratohyalins, das sich erst um den Zellkern gruppiert, dann aber fast den ganzen Zellleib bis auf eine feine Randzone zu erfüllen beginnt. Diese Degeneration der von der Schleimschicht gebildeten Zellen, die mit dem Auftreten des Keratohyalins verknüpft ist, erreicht eine gewisse Grenze, bis zu welcher ich die gesamte über der Schleimhaut liegende Zone „Epitrichium“ nenne. Nachdem diese Grenze erreicht ist, entstehen, wie Fig. 3 zeigt, aus der Schleimschicht Zellen, welche nicht denen des Epitrichiums gleichen, da sie die Farbflüssigkeit weniger angenommen haben als die des Epitrichiums, platter sind und viel größere Kerne besitzen als diese, und da man in ihnen niemals auch nur eine Spur von Keratohyalinkörnern nachweisen

kann. Aus dieser Schicht wird sich das spätere Horn entwickeln, und sie bezeichne ich deshalb als „Hornbildungszone“.

Das Epitrichium nimmt nun an den Stellen, wo sich bereits eine Hornbildungszone entwickelt hat, trotzdem es anfänglich durch Volumenzunahme seiner Zellen noch dicker wird, an Zellenlagen ab. Es werden die obersten Zellen allmählich abgestoßen, weshalb auch von diesem Zeitpunkt an die äußersten Lagen an meinen Schnitten meist gelockert und abgerissen sind. Bei dem ältesten Stadium überzieht denn auch das Epitrichium, wie Fig. 9 zeigt, die Hornbildungszone nur noch als ein schmales, aus wenigen Zellenreihen zusammengesetztes Band, welches an meinen Präparaten von der darunter liegenden Zone meist ganz abgehoben ist, so daß ich, wie bereits erwähnt, vermute, daß dieser Rest des Epitrichiums bei dem Auskriechen in toto abgeworfen wird.

Die Hornbildungszone nimmt mit dem Wachstum des Embryos auch eine immer mächtiger werdende Dicke an, ihre Zellen, die lange ihre großen, bläschenförmigen Kerne behalten, platten sich, wie Fig. 4 zeigt, allmählich ab, bis auch ihre Kerne eintrocknen. Als sichtbares Zeichen für die bereits eingetretene Hornbildung ist die Gelbfärbung der Schicht durch Pikrinsäure anzusehen, die stets in den obersten Lagen zuerst bemerkbar wird. —

Die Entstehung einer Hornbildungszone beginnt am Oberschnabel, und zwar zunächst an der Stelle des Eizahnes, alsdann erst an dem Unterschnabel, darauf in den Vorhöhlen der Nasengänge und zuletzt in der Mundhöhle.

In gleichem Schritt mit dem Wachstum der Hornbildungszone nimmt auch das über ihr liegende Epitrichium an Dicke ab; es ist daher, wie Fig. 5, 6 und 7 zeigen, jedesmal am dünnsten über der Eizahnanlage, wo die Hornbildung stets am weitesten vorgeschritten war.

### Der Eizahn bei *Endyptes chrysocome*.

Der Eizahn der Vögel wurde zuerst von YARELL (1826) erwähnt als ein Organ, welches den Zweck hat, die Eischale zu durchbrechen. MAYER (1841) fand sogar „zwei konische, an der Basis und Mitte rundliche, am Ende zugespitzte, hellgelbliche Krystalle oder Zähne“. GARDINER (1884) glaubt, daß es sich bei den Untersuchungen MAYER's um einen anormalen Embryo gehandelt habe, da er stets nur einen einzigen Eizahn vorfand, der sich aus echten Hornzellen zusammensetzt. Trotzdem wird der Eizahn noch von



GADOW (1891, p. 501) als „ein kleines weißes Höckerchen, welches aus Kalksalzen besteht“, beschrieben. —

Aus den vorhergehenden Schilderungen der einzelnen Stadien ist ersichtlich, daß sich der Eizahn bei *Eudytes* genau in derselben Weise entwickelt wie das übrige, den fertigen Schnabel auskleidende Horn, und daß er bis zum Ausschlüpfen des Embryos mit dem Horn der Schnabelscheiden in inniger Verbindung steht. Ein Unterschied zwischen der Entwicklung des Eizahnes und der Schnabelscheiden besteht nur darin, daß die Zellen des ersteren nicht abgeplattet sind, sondern daß sie, wie aus Fig. 6 ersichtlich ist, und was auch GARDINER (1884, p. 38) erwähnt, hier senkrecht zur Oberfläche auswachsen. Sie entstehen und verhornen, wie schon erwähnt, früher als die übrigen Zellen der Hornbildungszone am Schnabel; bei ihnen stellt sich auch daher die Gelbfärbung durch Pikrinsäure am frühesten ein. —

Bei den älteren Embryonen stellt der Eizahn ein schon äußerlich deutlich erkennbares, scharfes Höckerchen dar; um eine Anwesenheit von Kalk zu erproben, habe ich die Schnitte durch den Eizahn auch mit Salzsäure behandelt, bin jedoch zu keinem positiven Resultate gelangt.

### Zusammenfassende Betrachtungen.

#### 1. Ueber die Entwicklung des Skelets am Schnabel von *Eudytes chrysocome*.

Die Knochen des Schnabels von *Eudytes* entstehen zumeist auf bindegewebiger Grundlage. Knorpelig angelegt sind am embryonalen Schnabel nur das Septum nasale, die Muscheln und als hinterstes Ende des MECKEL'schen Knorpels das Articulare, von denen die beiden ersteren Teile stets knorpelig bleiben, während das Articulare primär verknöchert.

Am frühesten haben sich das paarige Maxillare, Supraangulare und Angulare entwickelt, da diese Teile schon bei unserem jüngsten Stadium Knochenzellen aufwiesen. Ihnen folgten in der Entwicklung das anfangs paarige, später unpaar werdende Praemaxillare, das paarige Nasale, Palatinum und Dentale, von denen das letztere erst beim ausgewachsenen Vogel zu einem unpaaren Knochenstück wird. Am spätesten entwickelten sich das paarige Operculare und der Vomer, welcher zu beiden Seiten des Septums paarig angelegt wird, bald aber zu einem unpaaren Knochen verwächst.



Der MECKEL'sche Knorpel, welcher den Rest des ersten Visceralbogens repräsentiert und anfangs nicht bis zu der Spitze des Unterschnabels reicht, verlängert sich noch im Laufe der Entwicklung nach vorn, doch bleiben seine beiden vorderen Enden immer noch durch eine geringe Spur von Bindegewebe getrennt. Dort setzt auch gegen Ende der Embryonalzeit die Atrophie des Knorpels ein; das hinterste Ende verknöchert, wie bereits erwähnt, und wird zum Articulare.

MENZBIER (1887, p. 42) sagt, daß eine merkwürdige Erscheinung der Pinguine in ihrer äußerst langsamen Entwicklung bestehe. Diese Bemerkung ist sehr zutreffend, da beim ältesten von mir untersuchten Embryo außer den beiden paarig angelegten Teilen des Prämaxillarkörpers und des Vomer noch keine Verschmelzung benachbarter Knochenstücke eingetreten war und selbst beim erwachsenen Pinguin fast überall noch deutliche Nahtspuren zwischen den zusammengewachsenen Knochenteilen vorhanden sind; nur das erst im ausgebildeten Zustande unpaare Dentale zeigt an seiner vordersten Spitze die Nahtspur nicht mehr. —

Vergleichen wir nun noch die Angaben über die Entwicklung der Skeletteile des Pinguinschnabels mit denen, die bereits über andere Vögel in der Litteratur vorhanden sind, so ergeben sich, abgesehen von der definitiven Formgestaltung in den verschiedenen Vogelklassen, nur geringe Abweichungen.

GADOW (1891, p. 984) glaubt, daß die Palatina „auf oder vielleicht aus knorpeliger Grundlage“ entstanden sein werden, „da sie als dorsale Hälfte des Palato- Pterygo- Quadrat- + Mandibularbogens zum Visceralskelet gehören“. W. K. PARKER (1870) hat jedoch bereits nachgewiesen, daß die Gaumenbeine nicht mehr knorpelig angelegt werden, sondern daß dieselben aus dem indifferenten Bindegewebe entstehen, womit sich auch meine Angabe deckt.

Das Dentale soll nach den Angaben von NITZSCH (1815) sich nur aus einem Knochenkern entwickeln; dieser Ansicht schließt sich MAGNUS (1871, p. 98) an. A. SEMMER (1872, p. 43) jedoch fand bei Sperlingen die Entstehung des Dentale aus zwei Teilen. — Nach GADOW (1891, p. 993) „entwickelt sich das Dentale bei den jetzigen Vögeln unpaar. Sein Knochenkern entsteht gerade dort, wo die beiden Hälften bei anderen Wirbeltieren die Symphyse bilden. Bei Hesperornis, Ichthyornis und Gastornis hat dagegen eine solche Verwachsung nicht stattgefunden“. — Auf *Eudytes chrysocome* jedenfalls stimmt diese Behauptung nicht, da seine

Dentalia selbst beim ältesten Embryo noch aus 2 getrennten Stücken bestehen.

Schließlich soll nach OWEN (1866, p. 56) im Unterkiefer der Vögel, der von 9 Punkten aus verknöchert, das Dentale sich zuerst entwickeln. — Bei *Eudytes* treten jedoch im Unterkiefer Supraangulare und Angulare vor dem Dentale auf; der ganze Unterkiefer verknöchert bei ihm von 10 Punkten aus, nämlich vom paarigen Dentale, Angulare, Supraangulare, Operculare und Articulare; ein Complementare fehlt hier gänzlich. — —

Ebenso wie über Epidermis und Skelet, so möchte ich am Ende meiner Arbeit noch einige zusammenfassende Betrachtungen über die Entwicklung der Gänge des Oberschnabels und über die Mundhöhle anstellen.

## 2. Die Gänge des Oberschnabels bei *Eudytes chrysocome*.

Wie aus dem ersten Teil meiner Ausführungen ersichtlich ist, wird der embryonale Oberschnabel von mehreren Gängen durchzogen, welche den Querschnitten durch den Schnabel ein ziemlich kompliziertes Aussehen geben. Es sind dies die Nasengänge, die Thränenkanäle, die Ausführungsgänge der Nasendrüsen und endlich zwei Lufträume, die alle in Fig. 15 von einem mittelgroßen Embryo rekonstruiert worden sind. Ein Querschnitt durch die Linie  $x-x$  ist in der Textfigur V (S. 75) wiedergegeben.

### I. Die Nasengänge.

Die Nasengänge (cf.  $A_1$  in Fig. 15), welche nach KÖLLIKER (1860, p. 435) als zwei grubenförmige Vertiefungen des äußeren Keimblattes entstehen und erst durch Vereinigung des häutigen Stirn-Nasenfortsatzes und der Oberkieferfortsätze zu geschlossenen Gängen umgewandelt werden, sind bei unserem jüngsten Embryo bereits so weit ausgebildet, daß sie als die Vorhöhlen ( $\alpha$  in Fig. 15) in den Schnabel hineintreten, durch die Choanen  $\beta$  mit der Mundhöhle kommunizieren und als die Riechhöhlen  $\gamma$  blind nach oben und hinten endigen. In ihrem ganzen Verlauf sind sie durch das Septum nasale vollständig von einander getrennt.

Im Laufe der Entwicklung werden die Vorhöhlen  $\alpha$  auch von dem Hornbildungsprozeß betroffen, indem sich hier ebenfalls genau wie an der Oberfläche des Schnabels ein Keratohyalin enthaltendes Epitrichium bildet, unter dem später eine Hornbildungszone entsteht, sodaß die Vorhöhlen des erwachsenen Pinguins, in

denen dann ein „Stratum granulosum“ fehlt, von einer dünnen Hornschale überzogen sind.

In den Choanen  $\beta$  findet eine Hornbildung nicht statt. Hier wird die Mucosa allmählich mit einer Menge von Schleimzellen, wie sie in Fig. 11 abgebildet worden sind, bedeckt.

In den Riechhöhlen endlich entstehen in dem hohen Cylinder-epithel bei älteren Stadien zahlreiche birnenförmige Drüenschläuche, welche zur Feuchthaltung dieses Abschnittes bestimmt sind.

## II. Die Thränenkanäle.

Die Entwicklung der Thränenkanäle wurde von KÖLLIKER (1861, p. 299) beim Hühnchen, wie folgt, beschrieben: „Der Thränenkanal ist keine Ausstülpung der Mundrachenhöhle, wie VON BAER seiner Zeit angenommen hat, sondern anfänglich eine Furche zwischen dem äußeren Nasenfortsatze und dem Oberkieferfortsatze, die in zweiter Linie zu einem Kanal sich schließt, eine Angabe, die COSTE zuerst gemacht hat und die ich vollkommen bestätigen kann. Wie die Thränenkanälchen sich bilden, ist bis jetzt noch nicht erforscht.“

BORN (1879, p. 401—429), der weit eingehender sich mit diesem Gegenstande befaßt und auch den Thränenkanal beim Hühnchen von der ersten Anlage bis zur vollständigen Entwicklung verfolgt hat, faßt seine Ergebnisse p. 420 folgendermaßen zusammen: „Beim Huhn tritt die Thränenkanalanlage in Form einer soliden, von der Epidermis ins Bindegewebe eingewucherten Leiste auf, die sich bis an das laterale Ende am Auge von der Epidermis abschnürt und sich mit dem medialen mit der Nasenhöhle in Verbindung setzt (6.—7. Tag). Der abgelöste solide Epithelstrang repräsentiert den späteren einfachen Thränennasengang und das untere Thränenröhrchen; das obere Thränenröhrchen sproßt aus diesem Strange erst sekundär hervor. Die Lumenbildung beginnt am Nasenende und beruht auf einem Auseinanderweichen, nicht auf einer Auflösung der Epithelzellen.“ —

Es war mir nicht möglich, die Entwicklung der Thränenkanalanlage bei *Eudytes* von den ersten Anfängen an zu verfolgen, da ja bei dem jüngsten vorhandenen Stadium schon ein solider Epithelstrang existierte, der sich sogar am lateralen Ende am Auge bereits in einen unteren größeren und einen oberen viel kleineren Strang geteilt hatte. Das mediale Ende setzte sich aber nicht, wie BORN (1879, p. 420) vom Hühnchen angiebt, mit der Nasenhöhle, sondern, wie Fig. 15  $B_1$  zeigt, unweit der Choanen



mit der Mundhöhle in Verbindung und zwar mit der Rinne, welche in der Mittellinie sich am Dache der Mundhöhle gebildet hat.

HOFMANN (1882, p. 67) berichtet, daß der Thränenkanal bei Vögeln und Krokodilen in die Nasenhöhle, bei den Schlangen am Dache der Rachenhöhle und bei den Sauriern teils in die Choane, teils in eine Rinne am Dache der Gaumenhöhle mündet. Es wäre also hier eine den Sauriern ähnliche Bildungsweise zu verzeichnen.

Die Lumenbildung des Ganges begann bei *Eudytes chrysocome* erst bei den ältesten der besprochenen Stadien.

Ueber die Lagebeziehungen des fertigen Thränenkanals zu den Knochen des Kopfes und über den Bau des Ganges selbst hat B. HOFMANN (1882, p. 30—42) umfassende Angaben bei verschiedenen Vögeln gemacht. Die Verhältnisse sind bei *Eudytes* äußerst einfach, indem der dreizipflig gestaltete Gang zu keinem der Knochen der Oberschnabels in nähere Beziehungen tritt, sondern von dem Augenlide aus dicht unter der Haut schräg nach unten verläuft, nahe dem unteren Rande des Processus maxillaris des Nasenbeines durch die Apertura narium externa in die Nasenhöhle tritt und oberhalb des Palatinfortsatzes des Maxillare in die Mundhöhle mündet. — WATSON (1883, p. 168) schildert den Thränen gang beim Pinguin ebenfalls als „single throughout“.

### III. Die Ausführungsgänge der Nasendrüsen.

BORN (1879, p. 423) beschreibt die Entwicklung dieses Ausführungsganges beim Hühnchen, wo der Gang am 8. Tage der Bebrütung als solider Auswuchs des Epithels von der Innenwand des Vorhofes nahe am hinteren Rande desselben entstehen und am 14. Tage mit der Lumenbildung beginnen soll; am 10. Tage soll sich der solide Epithelstrang in 2—3 Aeste teilen. — OWEN (1866, p. 144) erwähnt, daß der Ausführungsgang der Nasendrüse bei Albatros und dem Pinguin sich ebenfalls in 3 Aeste spaltet; doch wies WATSON (1883, p. 169) darauf hin, daß er bei jeder Pinguin gattung stets nur einen Ausführungsgang der Nasendrüse entdecken konnte. Damit stimmt nun auch meine Wahrnehmung bei *Eudytes chrysocome* überein.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung dieses Ganges gehen dahin, daß sich derselbe ziemlich spät anlegt, da er erst bei dem 4,7 cm großen Embryo nachzuweisen ist. Er ist dort bereits ein solider Epithelstrang, der sich nicht, wie BORN angiebt, von der Innenwand der Vorhöhlen, sondern bei *Eudytes* von der Außenwand derselben, kurz vor den Choanen abzweigt. (cf.  $D_1$  in



Fig. 15). — Seine Lumenbildung beginnt zu gleicher Zeit mit der des Thränenkanals, mit dem der Gang auch kurz vor seiner Ausmündung parallel läuft; seine Mündung liegt noch vor der des Thränenkanals.

KÖLLIKER (1877, p. 10) hat auf die Aehnlichkeit dieses Ganges mit dem JACOBSON'schen Organ beim Säuger resp. beim Menschen hingewiesen. Es ist dies jedoch schon von BORN (1879, p. 424) widerlegt worden, indem BORN ausführt, daß die Entstehungsweise des JACOBSON'schen Organes ganz verschieden sei von dem der Nasendrüse. Jenes sei schon frühzeitig als hohle Ausstülpung der Riechgrube angelegt und von Anfang an mit hohem Sinnesepithel ausgekleidet; der Gang der Nasendrüse dagegen ist auch bei *Eudytes* anfangs ein solider Epithelstrang, der erst ziemlich spät entsteht und auch anderen Drüsengängen in seiner Entstehungsweise gleichkommt.

#### IV. Die Lufträume des Oberschnabels.

Die Lufträume, welche den embryonalen Oberschnabel durchziehen, können vielleicht systematisch von einigem Interesse sein. — Sie sind bei unserem jüngsten Embryo überhaupt noch nicht vorhanden, zweigen sich erst später vom vordersten Teile der Riech-

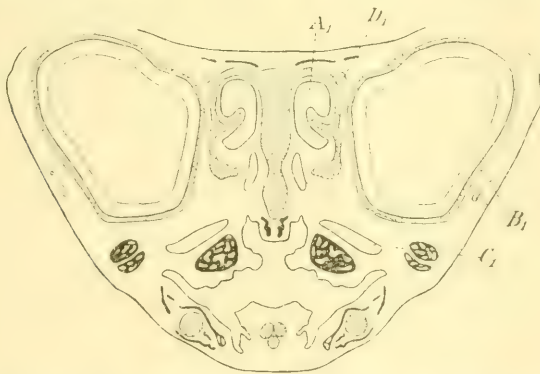


Fig. V. Bezeichnungen wie in Fig. 15.  $A_1$  Nasengänge,  $B_1$  Thränenkanäle,  $C_1$  Lufträume,  $D_1$  Ausführungsgänge der Nasendrüsen. (Querschnitt durch den Schnabel des Embryo D, cf. Fig. 15.)

höhlen nahe den Choanen ab und ziehen als schmale Blindsäcke, wie dies die punktierte Linie  $jC_1$  in Fig. 15 anzeigt, bis zu den hintersten Enden der Palatina schräg nach rückwärts und abwärts. Im Laufe der Entwicklung vergrößern sich diese Räume, die mit Plattenepithelien ausgekleidet sind, wesentlich, indem sie sich, wie

Fig. 15 lehrt, namentlich nach vorn gegen die Schnabelspitze zu ausdehnen und dort, über dem Palatinum verlaufend, bis an den Körper des Maxillare heranreichen. Sie werden jedoch bald wieder reduziert, erstrecken sich bei unserem ältesten Embryo nur noch wie am Anfang bis an die hintersten Enden der Palatina (cf. *j*  $C_1$  in Fig. 15) und sind beim erwachsenen Pinguin ganz verschwunden.

Inwiefern diese Lufträume ein systematisches Interesse beanspruchen können, will ich in meiner Schlußbetrachtung erwähnen.

Was nun noch die Lagebeziehungen der einzelnen Gänge betrifft, so sieht man auf einem Querschnitt, der durch die Linie X—X in Fig. 15 geführt ist, cf. Textfigur V, dicht unter der Haut die beiden Thränenröhrchen  $B_1$  und von außen nach innen fortschreitend die Lufträume  $C_1$ , die auf diesem Schnitt zweimal getroffen sind, alsdann die Ausführungsgänge der Nasendrüsen  $D_1$  und der Mittellinie am nächsten die Nasengänge  $A_1$ .

### 3. Die Mundhöhle.

Durch meine ersten Untersuchungen in der Mundhöhle des embryonalen Pinguinschnabels wollte ich erforschen, ob hier nicht wenigstens rudimentäre Anlagen einer Zahnentwicklung nachzuweisen wären. Bestärkt wurde ich in dieser Hoffnung durch die Vermutung OWEN's, daß der Pinguin eine Uebergangsstufe vom Reptil zum Vogel darstellen könne; außerdem auch durch verschiedene Angaben in der Litteratur über embryonale Zahnbildungen anderer Vögel.

Bekannt ist, daß die fossilen Vögel Zähne besessen haben, wie auch von MARSH bei Hesperornis, Ichthyornis, von OWEN und DAMES bei Archaeopteryx thatsächlich nachgewiesen wurden. ETIENNE GEOFFROY ST. HILAIRE hat im Jahre 1821 bei Embryonen von Palaeornis torquatus an Nerven und Gefäßen reiche Papillen gefunden, die er mit den Zahnkeimen eines ca. 3 Monate alten menschlichen Embryos vergleicht. CUVIER (1821) bestätigt diese Angabe ST. HILAIRE's, die der Akademie der Wissenschaften in Paris mitgeteilt worden war, und bemerkt noch, daß sich die Hornschicht über diese Papillen in derselben Art ausbreite, wie der Schmelz über die Zähne.

BLANCHARD (1860, p. 540) geht sogar so weit, daß er bei den von ihm untersuchten Embryonen von Cacatua und Melopsittacus Papillen, die aus wirklichem Dentin beständen, nachzu-

weisen versucht und diesen sogar echte Alveolen zuschreibt. Es giebt also nach ihm bei den erwähnten Gattungen „un véritable système dentaire présentant par la structure et par l'enchâssement dans les os maxillaires les caractères ordinaires de dents“. — FRAISSE (1879) jedoch verwirft vollständig BLANCHARD's Theorie, indem er behauptet, daß bei dem von ihm untersuchten Embryo von *Melopsittacus* keine Spur von Dentin in den erwähnten Papillen vorhanden sei, sondern daß es sich nur „um sehr merkwürdig umgewandelte Hornzellen“ handle. Von wirklichen Zähnen könne daher absolut keine Rede sein.

RÖSE (1892, p. 748) will bei Embryonen von *Sterna Wilsoni* eine Zahnleiste gefunden haben, die aber später an der Verhornung der übrigen Kieferschleimhaut teilnimmt. Schließlich hat ALBERTINA CARLSSON (1896, p. 72) bei Embryonen von *Sterna hirundo* an der Spitze des Oberschnabels eine Ektodermleiste gesehen, die jedoch über das Epithel nicht hervorragt und bei dem Beginn der Verhornung der Mundschleimhaut eine Rückbildung erleidet; dasselbe sah CARLSSON im Unterkiefer.

Leider war in dem Schnabel von *Eudytes chrysocome* von einer auch nur rudimentären Zahnanlage nicht eine Spur nachzuweisen.

Schon beim jüngsten Embryo sind hier am Dache der Mundhöhle wallartige Erhebungen vorhanden, aus denen die eine an der Schnabelspitze (cf. *ar* in Textfigur I und *ar* in Fig. 15) sich zu einer Tastplatte entwickelt, während auf den hinter dieser Platte zu beiden Seiten der Mittellinie liegenden Hervorwölbungen durch Wucherung des embryonalen Bindegewebes je 4 Reihen von Papillen entstehen, welche bei dem erwachsenen Pinguin stark verhornt und nach rückwärts gebogen sind; auf der Zunge bilden sich 9 Reihen und am Mundboden zu beiden Seiten der Mittellinie je 2 Reihen solcher Papillen. Diese Papillen sind, wie auch FRAISSE (1881, p. 310) schon betont hat, ihrer Funktion nach mit den nach hinten gerichteten Zähnen der Schlangen und Fische wohl vergleichbar, indem sie sicherlich zur Festhaltung der einmal in den Schnabel gelangten Nahrung dienen, nicht aber in ihrer Entstehungsweise.

Auf die geringe Entwicklung der Speicheldrüsen habe ich bereits hingewiesen. — Erwähnen möchte ich noch, daß ich embryonale Federanlagen, die FRAISSE (1881, p. 311) im Schnabel der Ente gesehen haben will, in der Mundhöhle von *Eudytes* nicht vorfand.

Ebenso konnte ich die Anwesenheit eines JACOBSON'schen Organs nicht konstatieren.

### Schlussbetrachtung.

Zum Schluß meiner Abhandlung möchte ich noch diejenigen Merkmale hervorheben, welche für die Systematik von *Eudyptes chrysocome* in Betracht kommen könnten.

Die Auffassung OWEN's (1866, p. 270), daß sich die Pinguine direkt aus den Reptilien entwickelten und eine Uebergangsstufe von den Reptilien zu den Vögeln repräsentieren, wird heute allgemein nicht anerkannt. Die herrschende Ansicht ist die, daß die jetzt lebenden Pinguine direkt von Flugvögeln abstammen, wofür unter anderem die Anwesenheit einer Carina, sowie der Befund WATSON's (1883) angeführt wird, daß Arm- und Handskelet nebst den Muskeln der Brust und des Flügels nach demselben Typus gebaut sind wie bei flugfähigen Carinaten.

Diese Annahme der Abstammung von Flugvögeln wird wohl auch dadurch unterstützt, daß sich bei den Embryonen von *Eudyptes chrysocome* von der Nasenhöhle aus in den Schnabel Lufträume abzweigen, welche sich bis in die Mitte des Embryonallebens vergrößern, dann aber allmählich wieder rückgebildet werden und beim erwachsenen Pinguin ganz geschwunden sind. — Daß die Trennung der Pinguine von dem Stamme der Flugvögel aber ziemlich frühzeitig erfolgen mußte, beweist die Tatsache, daß sich mehrere embryonale Eigentümlichkeiten hier erhalten haben, welche den heutigen Vögeln abgehen und eine nähere Beziehung zu den Reptilien verraten. Solche sind unter anderem auch darin zu erblicken, daß die Knochen des Schädels sehr lange getrennt bleiben, und daß sich selbst beim erwachsenen Pinguin dort fast überall noch Nahtspuren nachweisen lassen.

Eine den Sauriern ähnliche Bildung zeigt sich vielleicht auch in der Ausmündung des Thränenkanals.

---

Es sei mir noch gestattet, für die gütige Ueberlassung des so kostbaren Materials meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. CHUN, herzlichst zu danken. Diesem, sowie Herrn Prof. Dr. ZUR STRASSEN bin ich auch für die freundlichen Beratungen, die mir während meiner Arbeit zu teil wurden, zu größtem Danke verpflichtet.

---



### Litteraturverzeichnis.

---

- AUFHAMMER, 1869, Kritisierende Bemerkungen zu SCHRÖN's Satz:  
Lo strato corneo trae la sua origine dalle ghiandole sudorifere.  
Verhandlungen der Physik-med. Ges. zu Würzburg, Bd. I.
- BATELLI, 1880, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut.  
Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII.
- BLANCHARD, 1860, Observations sur le système dentaire chez les oiseaux. Compt. rend., Tome L, p. 540—542.
- BORN, G., 1879, Die Nasenhöhlen und der Thränengang der amnioten Wirbeltiere. II. Vögel. Morpholog. Jahrb., Bd. V, p. 401—429.
- CARLSSON, A., 1896, Ueber die Schmelzleiste bei *Sterna hirundo*. Anat. Anz., Bd. XII, p. 72.
- CUVIER, 1821, Analyse des travaux de l'Académie des sciences pendant l'année 1821.
- ERNST, 1892, Ueber die Beziehung des Keratohyalins zum Hyalin. VIRCHOW's Archiv, Bd. CXXX, p. 291 ff.
- FRAISSE, P., 1880, Ueber Zähne bei Vögeln. Vortrag in der Phys.-med. Gesellschaft Würzburg.
- 1881, Ueber embryonale Federn in der Mundhöhle der Vögel. Zool. Anz., p. 310—313.
- GADOW, 1891, in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, 4. Abt.: Vögel.
- GARDINER, 1884, Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels, Diss. Leipzig.
- GEGENBAUR, 1873, Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschrift, Bd. VII, p. 1—21.
- HAUSMANN, 1899, Ueber Bau, Wachstum und Entwicklung der Krallen der Säugetiere, vorzüglich der *Talpa europaea* und des *Dasypus novemcinctus*, Inaug.-Diss. Leipzig.
- HEIDECKE, 1897, Ueber den Schnabelwulst des jugendlichen Sperlings, Inaug.-Diss. Leipzig.
- HERBST, 1848, Entdeckung der PACINI'schen, etwas abweichend gebauten Körperchen bei den Vögeln. Göttingische gelehrte Anzeigen, Bd. III, p. 162—164.
- HOFFMANN, 1882, Die Thränenwege der Vögel und Reptilien, Inaug.-Diss. Leipzig; auch in: Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. LV.
- JEFFRIES, 1883, The epidermal system of Birds. Proceed. of the Boston Soc. of Natural History, Vol. XXII, Febr.
- KERBERT, 1877, Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XIII.

- KÖLLIKER, 1860, Ueber die Entwicklung des Geruchsorgans beim Menschen und Hühnchen. Würzburger med. Zeitschrift, Bd. I, p. 425—435.
- 1861, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbeltiere.
- 1877, Ueber das JACOBSON'sche Organ des Menschen. Gratulationsschrift der Würzburger Universität zum 40-jährigen Jubiläum von F. v. RINECKE.
- KROMAYER, 1890, Zur pathologischen Anatomie der Psoriasis nebst einigen Bemerkungen über den normalen Verhornungsprozeß und die Struktur der Stachelzelle. Arch. f. Dermat. und Syphil., Bd. XXII.
- LANGERHANS, 1873, Ueber Tastkörperchen und Rete Malpighii. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IX.
- MAENNICH, 1902, Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule bei Eudytes chrysocome, Inaug.-Diss. Leipzig.
- MAGNUS, H., 1870, Untersuchungen über den Bau des knöchernen Vogelkopfes. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXI, p. 1—102.
- MAYER, 1841, Neue Notizen von FRORIER, Bd. XX.
- MERTSCHING, 1889, Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. VIRCHOW's Archiv, Bd. CXVI.
- MENZIEB, 1887, Vergleichende Osteologie der Pinguine in Anwendung zur Haupteinteilung der Vögel, Moskau.
- NITZSCH, 1815, Ueber die Knochenstücke im Kiefergerüst der Vögel. MECKEL's Archiv, Bd. I, p. 321 ff.
- OPPEL, 1900, Lehrbuch der vergleichenden mikr. Anatomie der Wirbeltiere, 3. Teil.
- OWEN, 1866, Aves, in: TOWN'S Cyclopaedia of Anatomy, Vol. I.
- 1866, Anatomy of Vertebrates.
- PARKER, W. K., 1870, On the structure and development of the skull of the Common Fowl (*Gallus domest.*). Philos. Transact. of the Royal Society of London, Vol. CLIX, p. 159 ff.
- POSNER, 1889, Untersuchungen über Schleimhautverhornung (*Pachydermia mucosae*). VIRCHOW's Archiv, Bd. CXVIII.
- RABL, 1897, Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- RANVIER, 1879, Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de kératisation du revêtement épidermique. Compt. rend. de l'Acad. des Sciences, Tome LXXXVIII.
- RENAUT, 1887, Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps muqueux de Malpighii. Compt. rend. de l'Acad. des Sciences, Tome CIV.
- RÖSE, 1892, cf. Anatomischer Anzeiger, p. 748: Ueber Zahnleisten der Sauropsiden.
- ROSENSTADT, 1897, Ueber das Epitrichium des Hühnchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, p. 561 ff.
- SCHAUINSLAND, 1891, Zur Entwicklung des Pinguins. Verhandl. Gesellsch. deutscher Naturforscher in Bremen, p. 135.

- SCHULTZE, M., 1863, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. Halle, Bd. VII, p. 42 ff.
- SCYMONOWICZ, 1897, Ueber die Nervenendigungen im Entenschnabel. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, p. 329—358.
- SELHORST, 1890, Ueber das Keratohyalin und den Fettgehalt der Haut, Inaug.-Diss. Berlin.
- SEMMER, A., 1872, Untersuchungen über die Entwicklung des MECKEL'schen Knorpels und seiner Nachbargebilde, Inaug.-Diss. Dorpat.
- SPRENGER, 1898, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Stacheln von *Erinaceus europaeus*. Zool. Jahrbücher, Bd. XI, p. 97—152.
- STÖHR, 1898, Lehrbuch der Histologie, 8. Auflage.
- STUDER, 1878, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXX, p. 421—435.
- 1877, Ueber die Bildung der Federn bei dem Goldhaarpinguin und *Megapodius*. Actes de la 60. session de la Société helvétique des Sciences naturelles, p. 240—246.
- TETTENHAMMER, 1893, Ueber die Entstehung der acidophilen Leukocytengranula aus degenerierender Kernsubstanz. Anat. Anzeiger, Bd. VIII, p. 223—228.
- THOMS, 1896, Untersuchungen über Bau, Wachstum und Entwicklung des Hufes der Artiodactylen, insbesondere des *Sus scrofa*, Inaug.-Diss. Leipzig.
- UNNA, 1876, Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, p. 665 ff.
- 1883, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Haut. In: ZIEMSEN, Handb. der speziellen Pathol. und Therapie.
- WALDEYER, 1882, Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, im besonderen der Haare und Federn. Beiträge für Anatomie und Embryologie, Festschrift für HENLE, p. 141—161.
- WATSON, 1883, Report on the anatomy of the Spheniscidae collected during the voyage of H. M. S. Challenger, Zool., Vol. VII.
- WEIDENREICH, 1900, Ueber Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI, p. 169—225.
- WELKER, 1864, Ueber die Entwicklung und den Bau der Haut und der Haare bei *Bradypus*. Abh. Naturf. Gesellsch. Halle, Bd. IX.
- YARELL, 1826, On the small horny appendage to the upper mandible in very young chickens. Zool. Journ.
- ZABLUDOWSKY, 1880, Der Verhornungsprozeß während des Embryonallebens. SCHENK's Mitteilungen aus dem embryolog. Institut der Univers. Wien, p. 65 ff.

## Erklärung der Abbildungen.

*Ep* = Epitrichium, *H* = Hornbildungszone.

### Tafel II.

Fig. 1. Die Epidermis der Unterschnabelspitze eines 3,5 cm großen Embryos von *Eudyptes chrysocome* bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 2. Dasselbe von einem 4,7 cm großen Embryo bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 3. Dasselbe von einem 6,9 cm großen Embryo bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 4. Dasselbe von einem 11,8 cm großen Embryo bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 5. Querschnitt durch die Oberschnabelspitze eines 3,5 cm großen Embryos (die Eizahnanlage) bei 50-facher Vergrößerung. *s* = Septum nasale.

Fig. 6. Der zwischen *a—b* liegende Teil der Fig. 5 bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 7. Querschnitt durch die Oberschnabelspitze eines 6,9 cm großen Embryos in der Gegend des Eizahnes bei 50-facher Vergrößerung.

Fig. 8. Ein aus dem Bezirk *a* der Fig. 7 stammendes Stück bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 9. Querschnitt durch die Epidermis des Oberschnabels von einem 11,8 cm großen Embryo (hinter dem Eizahne) bei 25-facher Vergrößerung.

Fig. 10. Ein zwischen *a—b* der Fig. 9 liegender Teil der Epidermis bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 11. Das Epithel der Mundhöhle von einem 5,6 cm großen Embryo bei 420-facher Vergrößerung.

### Tafel III.

Fig. 12. Dasselbe von einem 11,8 cm großen Embryo ebenfalls bei 420-facher Vergrößerung.

Fig. 13. Die plattenförmige Erhebung *ar* und die Papillen vom erwachsenen Pinguin. Natürliche Größe. Kopie nach Watson.

Fig. 14. Horizontalschnitt durch die Platte *ar* der Fig. 13 nahe der Oberfläche bei 6-facher Vergrößerung.

Fig. 15. Rekonstruktion der Gänge des Oberschnabels von einem 6,9 cm großen Embryo bei 12-facher Vergrößerung.

*A*<sub>1</sub> Nasengang.

*α* Vorhöhle.

*β* Die Choane.

*γ* Die Riechhöhle.

*B*<sub>1</sub> Thränenkanal mit Thränenröhrchen.

*C*<sub>1</sub> Luftraum (die punktierte Linie *jC*<sub>1</sub> zeigt die Aus-

dehnung des Luftraumes bei dem 4,7 und 11,8 cm großen Embryo).

*D*<sub>1</sub> Ausführungsgang der Nasendrüse.

*ar* Plattenförmige Erhebung in der Mundhöhle, an der Spitze des Oberschnabels.



# Abnormitäten in der Furchung von *Ascaris lumbricoides*.

Von

**Kristine Bonnevie,**

Konservator an der Universität Kristiania.

(Aus dem zoologischen Institute zu Würzburg.)

Hierzu Tafel IV—VI und 1 Figur im Text.

Während ich im zoologischen Laboratorium in Würzburg mit einer Untersuchung über die Chromatindiminution bei *Ascaris lumbricoides* (1) beschäftigt war, sind mir zwei Zuchten von Ascariseiern auffallend gewesen durch das häufige Vorkommen gewisser Abnormitäten unter den jüngeren Furchungsstadien. — Später habe ich diese Zuchten einer genauen Untersuchung unterworfen. Obwohl meine Resultate kein völlig abgeschlossenes Ganzes bilden, enthalten sie doch Punkte von allgemeinerem Interesse; und da das Eintreten dieser abnormen Bildungen mehr auf Zufall als auf einer bestimmten Behandlungsweise<sup>1)</sup> beruht, glaube ich schon jetzt meine bisherigen Befunde veröffentlichen zu dürfen in der Hoffnung, bei einer späteren Gelegenheit die Lücken ausfüllen zu können. Die abnorme Entwicklung geht in den beiden erwähnten Zuchten in verschiedenen Richtungen, und zwar ist sie in der einen durch ein häufiges Auftreten von abnormen Teilungsfiguren charakterisiert (Taf. IV und V), während sich in der anderen (Taf. VI) eine Neigung zeigt zu einer doppelten Einschnürung einzelner Zellen.

---

1) Die Zuchten waren in derselben Weise behandelt wie viele andere in meinem Material (feuchte Kammer, Pepsinlösung, Alk.-Eisessig [1]) und auch unter sich ganz gleich; die abnorme Entwicklung der Eier beruht wahrscheinlich auf individuellen Unterschieden der Muttertiere.

Ich fange mit einer Beschreibung der ersteren an, da hier das Material am reichsten vorhanden war, und ich werde dann später zu zeigen versuchen, daß diese beiden abnormen Entwicklungsrichtungen wahrscheinlich auf eine und dieselbe Eigentümlichkeit der betreffenden Zellen zurückzuführen sind.

Das abnorme Verhalten dieser Zucht prägte sich nicht nur in dem Vorkommen mehrpoliger Teilungsfiguren aus, sondern auch viele zweipolige Spindeln zeigten eine völlig abnorme Entwicklung. — Ich werde zuerst eine kurze Beschreibung der einzelnen abnormen Bildungen meines Materiales vorausschicken, indem ich sie in der Reihenfolge, in welcher sie in der Entwicklung des Embryos vorkommen, bespreche, um dann später auf eine Deutung derselben zurückzukommen.

Die befruchteten Eier zeigten in überwiegender Zahl ein ganz normales Aussehen. Doch fanden sich unter ihnen einzelne, in denen die Teilungsfiguren eine auffallende Form und Lage aufweisen, so wie in Taf. IV, Fig. 1 und 2 gezeigt ist. Charakteristisch für diese ist, daß die Spindel immer peripher in der Zelle liegt, mit beiden Polen die Oberfläche derselben berührend. Die Chromosomen beider Vorkerne waren in allen diesen Fällen den Spindelstrahlen zerstreut angelagert, ohne eine Aequatorialplatte gebildet zu haben. Außerdem fanden sich unter den ungeteilten Eiern eine kleine Anzahl, in welchen vierpolige Teilungsfiguren zu sehen waren. Fig. 3 und 4 stellen solche vor; in Fig. 3 liegen im Inneren des Eies 4 Centrosomen, in Form eines Tetraeders angeordnet, und durch Spindelstrahlen unter sich verbunden (2 Pole decken sich auf der Figur, und die sie verbindende Spindel steht senkrecht auf dem Plan der Tafel). Die Chromosomen sind auf alle Spindeln verteilt auf einem Stadium nahe vor der Aequatorialplattenbildung. In Fig. 4 dagegen liegen alle Centrosomen oberflächlich in der Zelle, sind nicht unter sich durch Spindeln verbunden, und an ihren Strahlen sind die Chromosomen angeheftet, ohne irgend eine regelmäßige Anordnung zu zeigen.

Viel häufiger als im ungeteilten Ei kommen Abnormitäten vor in Furchungsstadien, wo schon 2 oder 3 Zellen vorhanden sind; Fig. 5—22 (9 und 14 ausgenommen) zeigen verschiedene Beispiele von solchen.

In Stadien, wo zwei Blastomeren vorhanden sind, habe ich nie mehrpolige Teilungsfiguren gesehen; dagegen zeigten die 2-poligen Spindeln sehr häufig einen abnormen Bau, wie dies in Fig. 5—8 und in Fig. 10 abgebildet ist.

In allen diesen Fällen liegen, ähnlich wie in Fig. 1 und 2 für das ungeteilte Ei gezeigt wurde, die Polstrahlungen ganz oberflächlich in den Zellen, und der Verlauf der Spindelstrahlen ist dadurch stark beeinflusst. Am öftesten sind Bildungen wie Fig. 5 und 6 zu finden, in welchen die beiden Pole einander sehr nahe liegen, und wo daher die dieselben verbindenden Spindeln eine eigentümliche Knickung zeigen. — In Fig. 7 ist ein Fall abgebildet, in welchem alle Chromosomen nach dem einen Pol hingezogen werden, während die andere Strahlung auf der entgegengesetzten Seite der Zelle zu sehen ist, ohne daß eine Spindelbildung zwischen beiden überhaupt zustande gekommen ist. — In Fig. 8 sieht man auch eine eigentümlich gebogene Spindel, deren einer Pol die freie Zellenoberfläche berührt, während der andere der Wand zwischen beiden Zellen angelagert ist. Die Chromosomen sind hier schon in zwei Gruppen getrennt, und die Spindelfasern sind überall deutlich zu verfolgen, obwohl sie in einem großen Bogen im Inneren der Zelle verlaufen, so daß sie nur bei verschiedener Einstellung des Mikroskopes in ihrer ganzen Länge sichtbar werden. In Fig. 10 endlich ist ein Fall abgebildet, wo beide Blastomeren abnorme Verhältnisse zeigen, indem die eine 2 ruhende Kerne enthält, während in der anderen wieder eine gebogene Spindel zum Vorschein kommt; beide Pole liegen auch hier oberflächlich, indem der eine die Wand gegen die Nachbarzelle berührt, der andere auf der freien Oberfläche unweit des ersteren zu sehen ist.

Fig. 11—13 und 15—22 zeigen Stadien, in welchen 3 Blastomeren vorhanden sind. — In Fig. 11 findet man in 2 Zellen junge ruhende Kerne, in der dritten aber wird eine abnorme Spindelbildung eben eingeleitet. Man sieht die beiden Centren ganz oberflächlich und einander sehr nahe gelegen von deutlichen Strahlungen umgeben, während die Chromosomen nach eben erfolgter Auflösung der Kernmembran einen Haufen im Inneren der Zelle bilden. — Fig. 12 und 13 stimmen in ihrer Ausbildung sehr überein; in beiden sieht man 2 Zellen von normalem Aussehen und eine dritte, die 2 große ruhende Kerne enthält und auch 2 schwach sichtbare Strahlungen.

Sehr häufig waren in diesen Furchungsstadien Bildungen, wo in einer Zelle mehrpolige Teilungsfiguren vorkommen, und überall ergab sich die Zahl der Pole als vier. — In Fig 15 und 16 haben die 4 Centrosomen ihre kinetische Wirksamkeit vor kurzem begonnen; die Strahlungen sind klein und die Pole noch nicht durch

Spindeln verbunden. Die Lage derselben ist hier überall so oberflächlich, daß sie mit ihren Strahlungen als kleine Höcker außen an der Zelle wahrzunehmen sind. In betreff der Chromosomen ist es deutlich, daß dieselben in beiden Fällen aus 2 Kernen stammen.

Fig. 17 zeigt ähnliche Verhältnisse, nur auf einem etwas späteren Stadium. Hier sind je 2 von den 4 Centrosomen unter sich durch Spindeln verbunden, und da die Pole noch oberflächlich liegen, zeigen beide Spindeln einen Verlauf ähnlich wie in den früher beschriebenen zweipoligen Zellen (s. Fig. 5 und 6).

In Fig. 18 und 19 liegen die 4 Pole weit voneinander entfernt, und auch hier alle oberflächlich. Die Chromosomen sind anscheinend ganz willkürlich auf die Sphären verteilt, und keine Spindelbildung ist zu sehen.

Fig. 20 und 21 zeigen wieder vierpolige Teilungsfiguren. Hier liegen aber alle Centren im Inneren der Zellen, und sie sind unter sich durch wohl entwickelte Spindeln verbunden. Charakteristisch ist es auch für beide Fälle, daß in allen Spindeln eine Chromatindimination zu erkennen ist.

In Fig. 22 ist ein Furchungsstadium abgebildet, das gleichfalls aus 3 Zellen besteht. 2 von diesen haben normale Teilungsfiguren mit Chromatindimination, während die dritte, die im Ruhestadium ist, eine ganze Menge kleiner Kerne enthält.

Endlich sind in Fig. 23 und 24 ein paar spätere Furchungsstadien abgebildet, in welchen dieselben abnormen Bildungen vorkommen, die schon oben für jüngere Stadien beschrieben sind. — In Fig. 23 sind 2 der 4 Zellen im Ruhezustande, während in den 2 anderen die charakteristisch geknickten Spindeln mit oberflächlich gelegenen Polen wieder zum Vorschein kommen. — In Fig. 24 sind 5 Zellen vorhanden, von denen 2 ganz junge Kerne enthalten, die dritte eine Gruppe von kleinen Kernen, während die zwei letzten, die in Vorbereitung zur Teilung stehen, je 4 Centrosomen haben, zwischen denen die Chromosomen verteilt sind. In der Zelle *B* liegen alle 4 Centrosomen oberflächlich (2 decken sich beinahe auf der Zeichnung) und keine Spindeln sind vorhanden, während in *A* 3 Centrosomen oberflächlich liegen, das vierte im Inneren der Zelle<sup>1)</sup>, und eine Spindel zwischen dem letzteren und einem der oberflächlich gelegenen zu sehen ist.

---

1) Ist auf der Figur von einer der oberflächlichen Strahlungen gedeckt.



Durch die obigen Erörterungen habe ich die verschiedenen Erscheinungen kurz charakterisiert, in welchen die Abnormalität dieser Zucht zum Vorschein kommt, und ich gehe jetzt zu einer Deutung der einzelnen Fälle über, um dann erst den Gesichtspunkt festzustellen, worunter diese verschiedenartigen abnormen Bildungen zu betrachten sind.

Die große Menge von mehrpoligen Teilungsfiguren dieser Zucht könnte ihren Grund entweder in einer weit verbreiteten Polyspermie haben, oder in einer Neigung zu Unterdrückung der Zellteilung. — Eine eingehende Betrachtung des ganzen Materiales ergibt als unzweifelhaft, daß das letztere der Fall ist, und zwar aus folgenden Gründen:

1) In den multipolaren Teilungsfiguren ist die Zahl der Pole immer 4<sup>1)</sup>; sie wären also, — wenn nicht auf Unterdrückung einer Zellteilung, — alle auf Dispermie zurückzuführen; und daß eine so weit verbreitete Dispermie stattfinden sollte, ohne daß ein einziger Fall von wirklicher Polyspermie vorkommt, ist nicht wahrscheinlich.

2) Eine Betrachtung der befruchteten Eier auf Vorkern-Stadium zeigt nichts Abnormes<sup>2)</sup>, und wenn Dispermie die Ursache wäre, müßten beinahe die Hälfte der Eier 3 Vorkerne haben.

3) Die multipolaren Teilungsfiguren kommen im Ei außerordentlich viel seltener vor als in den späteren (3—4-zelligen) Furchungsstadien, was mit der Annahme einer dispermen Befruchtung nicht zu vereinigen wäre.

Die hier erwähnten Thatsachen, von denen vielleicht jede einzelne für sich keine absolute Beweiskraft beanspruchen kann, sprechen, alle zusammengenommen, sehr entschieden gegen eine Annahme von Polyspermie, ebenso wie eine Betrachtung der ganzen Reihe von abnormen Fällen stark zu Gunsten einer Deutung derselben als Unterdrückung einer Zellteilung spricht.

---

1) Einmal habe ich in einer Zelle eines 3-zelligen Keimes eine 6-polige Figur wahrgenommen, aber diesem ganz allein stehenden Falle kann keine Bedeutung zugelegt werden, und er ist wohl auf eine abnorme Dreiteilung eines Centrosoma zurückzuführen.

2) In einzelnen Fällen habe ich Eier mit 3 Kernen gesehen, doch nicht öfter, als sie auch unter ganz normalen Eiern vorkommen; sie haben hier kaum ihren Grund in Polyspermie, sondern darin, daß nach der Richtungkörperbildung 2 Eikerne sich gebildet haben.

Es zeigt sich auch durch eine solche Betrachtung, daß die abnormen zweipoligen Spindeln Vorstufen sind vor den vierpoligen, und weiter, daß die Ursache aller dieser Bildungen in einem eigentümlichen Verhalten der Centrosomen der betreffenden Zellen zu suchen ist.

Ein Rückblick auf die Beschreibung der einzelnen Fälle ergibt als gemeinsam für alle abnormen zweipoligen Teilungsfiguren, daß die Centrosomen eine ganz oberflächliche Lage einnehmen. — Dies ist bei den normalen Teilungen bei *A. lumbricoides* auf dem Spindelstadium nicht der Fall; nach jeder Zellteilung rücken zwar beide Centrosomen normal ganz an die Oberfläche der Zellen hinaus, wo sie während der allmählichen Rückbildung der Polstrahlung eine Zeitlang verbleiben. Vor der nächsten Teilung wandert aber das Centrosoma oder seine beiden Abkömmlinge ins Zelleninnere hinein; noch vor der Auflösung der Kernmembran sieht man, wie auf Fig. 14 abgebildet, die beiden Tochtercentrosomen dem Kern dicht angelagert, und von dieser Stelle aus fangen sie normal ihr Mitwirken bei der Spindelbildung an.

In den hier betrachteten Fällen ist es nun augenscheinlich, daß diese Wanderung der Centrosomen ins Zelleninnere hinein unterblieben ist. In seiner oberflächlichen Lage teilt sich das Centrosoma; die beiden Tochtercentrosomen wandern, indem sie sich voneinander entfernen, noch immer der Zellenoberfläche entlang, und von dieser Stelle aus vermitteln sie die nächstfolgende Spindelbildung. Dies wäre die erste unserer Beobachtung zugängliche Ursache der späteren abnormen Bildungen.

Geht man noch weiter zurück, dann stellt sich die Frage, worin dieses eigentümliche Benehmen der Centrosomen seinen Grund hat, ob dieser in den Centrosomen selbst zu suchen ist, oder vielleicht im Protoplasma der betreffenden Zelle. Auf diese Frage geben meine Befunde keine Antwort; nur so viel geht daraus deutlich hervor, daß die Tätigkeit der Centrosomen während der Kern- und Zellteilung eine geringere ist als sonst, aber nicht, ob dies auf eine Abschwächung der Centrosomen oder auf einen gesteigerten Widerstand des Protoplasmas zurückzuführen ist.

Werfen wir jetzt wieder einen Blick auf die verschiedenen Folgen dieser abnormen Neigung.

Fig. 1 und 2 repräsentieren beide die Teilung des befruchteten Eies; man sieht da noch die Chromosomen der beiden Vorkerne in zwei Gruppen getrennt. Eine periphere Lage der Vorkerne, wie sie die beiden Figuren voraussetzen, ist nichts Außer-

gewöhnliches, aber peripher gelegene Spindeln, wie diese, kommen doch normal nicht vor, da die Centrosomen selbständig ihre richtige Lage in der Zelle einnehmen und dann die Chromosomen zwischen sich einordnen. Hier scheint es, daß das Centrosoma zuerst — wie das bei einer so peripheren Lage der Vorkerne leicht denkbar ist — zufällig ganz oberflächlich in der Zelle gelegen war, und später sozusagen an die Oberfläche gebunden geblieben ist, so daß die Tochtercentrosomen von dieser Stelle aus die Kernteilung dirigieren müssen. In Fig. 1 scheint es, daß der Trieb zu einem Eindringen ins Innere der Zelle sich an den Centrosomen noch geltend gemacht hat, und daß dadurch ein Zug auf die Oberfläche ausgeübt und die beiden Einbuchtungen derselben bewirkt worden sind.

Eine Folge der peripheren Lage der Spindel — in erster Linie also der Abschwächung der Centrosomenthätigkeit — wäre es dann, wenn in diesen Eiern keine Durchschnürung des Zelleibes erfolgen würde, was durch einen Vergleich mit den späteren Stadien unbedingt anzunehmen ist.

In Fig. 3 und 4 ist in dieser Weise eine Teilung unterdrückt; diese Figuren repräsentieren also in Wirklichkeit das zweizellige Stadium mit den beiden Zellen  $P^1$  und  $S^1$ . — Sie sind unter sich verschieden in betreff des Verhaltens der Centrosomen<sup>1)</sup>. In Fig. 3 sind die 2 Centrosomen, die sich nach Unterdrückung der Teilung in der Zelle befanden, vor der nächsten Teilung in die Zelle hineingewandert, und die 4 Tochtercentrosomen haben eine regelmäßige Anordnung der Chromosomen der beiden Kerne bewirkt. In Fig. 4 dagegen haben sich die Centrosomen noch nicht von der Zellenoberfläche getrennt; die 4 Tochtercentrosomen sind, weit voneinander entfernt, von deutlichen Polstrahlungen umgeben, aber nicht durch Spindeln unter sich verbunden. Die Chromosomen sind auf die 4 Strahlungen verteilt, wie es scheint ganz regellos.

Ein Vergleich zwischen dem normalen Zweizellenstadium der *A. lumbricoides* und diesen abnormen, wo die Teilung des Protoplasmas unterdrückt ist, ergibt in betreff des Verhaltens der Centrosomen eine Thatsache von Interesse. Normal unterscheiden sich die 2 ersten Zellen  $P^1$  und  $S^1$  äußerlich sehr wenig voneinander, so lange sie in Ruhe sind. Aber die Vorbereitung zur

1) Auf eine Deutung dieses Unterschiedes komme ich später (p. 92) zurück.



nächsten Teilung tritt in der Zelle  $S^1$  immer zuerst auf und erst, wenn diese schon geteilt ist, findet man eine Spindelbildung in  $P^1$ . — Hier dagegen, wo die Centrosomen und die Kerne sich normal geteilt haben, während das Protoplasma beider Zellen noch gemischt ist, fängt die Wirksamkeit beider Centrosomen gleichzeitig an, — eine Thatsache, die dafür spricht, daß der normale Unterschied im Teilungsrhythmus der Zellen auf einer Verschiedenheit der Protoplasmabeschaffenheit beruht, während die Centrosomen beider Schwesterzellen unter sich gleichwertig sind.

Zwischen den beiden Stadien, die in Fig. 1 u. 2 und 3 u. 4 abgebildet sind, wäre ein ungeteiltes Ei mit 2 Kernen einzuschalten, dem normalen Ruhestadium nach der ersten Teilung entsprechend. — Daß ich solche Bildungen gesehen habe, ist sehr wahrscheinlich; da sie sich aber in nichts von dem Vorkernstadium des befruchteten Eies unterscheiden würden, konnte ich nie mit Sicherheit behaupten, ein solches Zwischenstadium vor mir zu haben.

Während im ungeteilten Ei die in Rede stehenden abnormen Bildungen verhältnismäßig sehr selten vorkommen, sind sie in Furchungsstadien mit 2–3 Blastomeren außerordentlich häufig. Dieser Unterschied läßt sich durch das Verhalten der Centrosomen vor dem Eintritt ihrer kinetischen Wirksamkeit bei den betreffenden Teilungen erklären. — Wenn nämlich die Ursache der abnormen Teilungen in einer oberflächlichen Lage der Centrosomen während des ganzen Teilungsvorganges zu suchen ist, so ist es klar, daß die Möglichkeit für das Eintreten einer solchen eine weit größere ist zwischen der ersten und zweiten Teilung des Eies, wo das Centrosoma auch normal zu einer gewissen Zeit die Zelloberfläche berührt, als vor der ersten, da hier eine Berührung zwischen beiden wohl nur zufällig durch eine ganz periphere Lage der Vorkerne bewirkt werden kann. — Man könnte dann hieraus schließen, daß das abnorme Verhalten der Centrosomen nicht auf einem aktiven Trieb in diesen selbst beruht, sondern darauf, daß sie, wenn sie erst mit der Zelloberfläche in Berührung geraten sind, abnorme Schwierigkeiten haben, von derselben loszukommen.

Während in Fig. 3 und 4 die ungeteilte, mit 4 Centren ausgestattete Zelle dem normalen zweizelligen Zustand entspricht, ist dieser in Fig. 5–8 wirklich eingetreten. Hier ist überall die Ursomazelle I ( $S^1$ ) in Vorbereitung zur Teilung, während die Propagationszelle ( $P^1$ ) immer noch in Ruhe ist. In Fig. 10 und 11 sieht man den Teilungsvorgang in der Zelle  $P^1$  eingeleitet, während in  $S^1$  die Teilung vollendet ist (in Fig. 10 ist nur der Kern geteilt).



Ein Blick auf diese Figuren genügt, um zu zeigen, wie das Aussehen der Teilungsfiguren von Zufälligkeiten bestimmt wird, sobald die reguläre Wirksamkeit der Centrosomen in irgend einer Weise gehemmt ist. Wo das Centrosoma nach der vorigen Teilung liegen geblieben ist, da teilt es sich wieder; und die Form der Spindeln ist abhängig von dem Zeitpunkt, zu welchem die Tochterstrahlungen stark genug sind, um die Chromosomen an sich heranzuziehen, oder mit anderen Worten: von den zufälligen Lagebeziehungen zwischen Kern und Centrosoma; und so kann auch der Fall eintreten, daß alles Chromatin an die eine Sphäre angezogen wird, ohne daß eine Spindel überhaupt zustande kommt. (Fig. 7).

Während man für die erwähnten Figuren in den meisten Fällen voraussetzen darf, daß die erste Teilung des Eies normal verlaufen ist, ist dies bei Bildungen, wie der in Fig. 10 dargestellten, kaum möglich; die Lage der Tochtercentrosomen läßt sich hier kaum auf eine normale Spindelbildung in der vorigen Zellengeneration zurückführen. Nur so läßt sich diese Bildung erklären, daß nach einer Teilungsfigur, wie den in Fig. 1 und 2 abgebildeten, eine Durchschnürung der Eizelle doch ausnahmsweise erfolgt ist und daß das Centrosoma seinen Platz nahe an der Zellengrenze während des darauf folgenden Ruhestadiums behalten hat.

Die Annahme, daß die hier besprochenen Stadien mit abnormen Teilungsfiguren Vorläufer einer Unterdrückung der Zellteilung sind, hat eine direkte Stütze in Bildungen, wie der in Fig. 8 dargestellten. Hier sind die Chromosomen in Tochtergruppen getrennt, und diese sind schon nahe an den Spindelpolen gelegen, ohne daß man auch die geringste Andeutung zu einer Einschnürung des Zellkörpers sehen kann, während normal zu dieser Zeit eine deutliche Furche nachweisbar ist (siehe Fig. 9).

Auffallend ist es bei einer Betrachtung aller dieser abnormen zweipoligen Spindeln, daß nie eine wirkliche Aequatorialplatte zur Ausbildung kommt. Ueberall liegen die Chromosomen in gänzlich ungeordneten Gruppen zwischen beiden Spindelpolen, und es ist kaum wahrscheinlich, daß für die Tochterkernbildung eine normale Trennung der beiden Spalthälften der einzelnen Chromosomen bewerkstelligt wird. — Man könnte einwenden, daß Bildungen, wie Fig. 5, 6 und 10, vielleicht nur kurze Uebergangsstadien repräsentieren, und daß durch das weitere Entfernen der beiden Centrosomen zuletzt eine normal aussehende Spindel mit Aequatorialplatte hergestellt werden könnte. Aber erstens zeigt Fig. 8, daß

auch auf so vorgeschrittenen Stadien die Chromosomen keine normale Anordnung haben; sie bilden keine Tochterplatten, nur eben zwei Gruppen — und zweitens sieht man aus häufig vorkommenden Bildungen, wie den in Fig. 12 und 13 dargestellten, daß die Lageverhältnisse der Centrosomen in der Zelle nach vollendeter Kernteilung ganz regellos und abnorm sind, was darauf hindeutet, daß auch die vorhergehenden Teilungsfiguren keine normale Form und Lage gehabt haben. Diese beiden Figuren stellen Stadien vor, dem normalen vierzelligen Keim entsprechend; nur ist in der Zelle  $S^1$  die Zellteilung unterdrückt. Alle Kerne sind in Ruhestadium und in der Doppelzelle  $A-B$  sieht man noch 2 sehr schwache Polstrahlungen. Wenn man annehmen darf, daß die Centrosomen während der Ruhepause ihre bei der vorigen Kernteilung eingenommene Lage beibehalten haben — was durch die gegenseitige Lage der Kerne und Centrosomen der ganzen Reihe abnormer Bildungen dieser Zucht fast sicher scheint — so ist Fig. 12 direkt von Fig. 5 abzuleiten, wie Fig. 13 von Fig. 6.

In Fig. 15 und 16 sind Stadien abgebildet, die sich wieder direkt an Fig. 12 und 13 anschließen. Die beiden Muttercentrosomen der Zelle  $A-B$  haben sich geteilt, und die Kerne sind in Auflösung begriffen. Fig. 7 repräsentiert noch eine weitere Entwicklungsstufe, indem hier eine Spindelbildung eingeleitet ist.

Auch in den in Fig. 18—21 abgebildeten Stadien ist die Zelle  $P^1$  normal geteilt ( $P^2$  und  $S^2$ ), während die erste Teilung in  $S^1$  unterdrückt ist, und die vierpoligen Teilungsfiguren der nächsten Teilungsschritte in voller Ausbildung zu sehen sind. Eine Betrachtung dieser 4 Figuren ergibt, daß jetzt zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen sich geltend machen, indem die Centrosomen entweder zum zweiten Mal ihre oberflächliche Lage behalten (Fig. 18 und 19), oder wie bei der normalen Entwicklung ins Zelleninnere hineinwandern und eine regelmäßige vierpolige Spindelbildung erfolgt (Fig. 20 u. 21). Ein Vergleich zwischen Fig. 3 und 4 zeigte für das ungeteilte Ei ganz ähnliche Verhältnisse.

In den in Fig. 18 und 19 dargestellten Fällen liegen, wie schon gesagt, alle 4 Tochtercentrosomen ganz oberflächlich. Solche Stadien sind mir sehr oft begegnet, und meistens zeigt es sich, daß eine Spindelbildung unter diesen Umständen nicht zustande gekommen ist. Dies läßt sich so erklären, daß die Wirkung der Sphären über eine gewisse Entfernung hinaus zu schwach ist, um sich geltend zu machen.

Wo nämlich, wie in Fig. 15—17 abgebildet, die beiden Kerne ursprünglich sehr nahe an den Muttercentrosomen gelegen waren, so daß die Tochterstrahlungen bald nach der Teilung der Centrosomen mit den Chromosomen in Verbindung treten können — da, und nur da — werden die Tochtercentrosomen unter sich durch Spindeln verbunden, zu zweien, wie in Fig. 17, oder es bilden sich vierpolige, oberflächlich gelegene Teilungsfiguren. Wenn aber die Tochtercentrosomen schon relativ weit voneinander entfernt sind, ehe sie auf ihrer oberflächlichen Wanderung den Kernen nahe genug kommen, um durch die Polstrahlen die Chromosomen beeinflussen zu können, dann kommt kein Zusammenwirken zwischen den Sphären mehr zustande. Die Verteilung der Chromosomen wird dann eine ganz zufällige, die Spalthälften derselben werden nicht voneinander getrennt, sondern jeder Pol zieht an sich hin alle Chromosomen, die zufällig in seinem Bereiche liegen. — Daß dies so ist, tritt durch eine nähere Betrachtung von Fig. 18 hervor. Hier ist alles Chromatin der beiden Kerne zwischen 2 einander gegenüberliegenden Polstrahlungen verteilt, während die 2 anderen ganz chromatinfrei sind. Die beiden ersten sind sehr groß, und es scheint auf den ersten Blick, als wären sie durch eine Spindel verbunden. Doch deutet die Lage der Chromatinteile darauf hin, daß doch kein Zusammenwirken zwischen ihnen stattgefunden hat. Bei dieser Karyokinese der oberen Zelle, welche die vereinigten Blastomeren *A* und *B* repräsentiert, wäre eine Chromatindimination zu erwarten (1), und damit als Einleitung zu derselben ein Zerfall aller Chromosomen je in 3 Stücke, von denen die 2 Endstücke später abgeworfen werden. Betrachtet man nun die Chromatinteilchen an jeder der beiden großen Polstrahlungen in Fig. 18, so ist es auffallend, wie die kleinen Körnchen immer in Reihen zu dreien oder zu zweien angeordnet sind, und man darf wohl annehmen, daß jede Reihe ein ganzes Chromosoma repräsentiert, das zum Zweck der Dimination in Zerfall begriffen ist. Die einzelnen Körnchen, die in der Mitte zwischen beiden Strahlungen liegen, sind vermutlich schon abgeworfene Endstücke einzelner Chromosomen. Möglich haben die beiden Strahlungen hier je einen Kern für sich in Anspruch genommen, — jedenfalls haben sie die ganzen ungespaltenen Chromosomen, die in ihrem Bereiche lagen, an sich gezogen und nicht, wie normal, nur die eine Hälfte derselben.

In voller Deutlichkeit zeigt sich die Chromatindimination nur, wenn die Spindeln normal entwickelt sind, wie dies in Fig. 20



und 21 der Fall ist. Nachdem die Centrosomen während der ersten Karyokinese der Zelle  $S^1$  ihre Lage an der Oberfläche derselben beibehalten und dadurch eine Unterdrückung der Zellteilung eingetreten ist, sind sie hier vor der Teilung der Doppelzelle  $A-B$  wieder wie normal ins Zelleninnere hineingewandert, und sind auch durch ganz normale Spindeln unter sich verbunden; ein Abwerfen von Chromatinteilchen läßt sich in allen Spindeln deutlich erkennen<sup>1)</sup>.

In Fig. 21 ist eine beginnende Einschnürung des Zelleibes sichtbar, und überhaupt ist durch das Einwandern der Centrosomen in die Zelle auf diesem Stadium die Möglichkeit gegeben für eine Rekonstruktion der normalen Verhältnisse, wenn sich nämlich die durch Unterdrückung einer Zellteilung entstandene Doppelzelle jetzt auf einmal in 4 teilen würde. Um eine solche Vierteilung zu ermöglichen, genügt jedoch, nach BOVERI (2), nicht die Anwesenheit von 4 Centrosomen in der betreffenden Zelle; es ist auch die Anordnung des Chromatins von Bedeutung, indem keine Zellteilung zu erwarten ist zwischen 2 Centrosomen, die nicht durch Chromatin verbunden sind.

Dies stimmt vollkommen mit den Erscheinungen in Fig. 21; die Einschnürung der Doppelzelle deutet darauf hin, daß dieselbe sich nicht in 4, sondern in 2 ungleich große Tochterzellen teilen wird, und zwar so, daß die 3 Centrosomen, die unter sich nicht durch Spindeln verbunden sind, in einer Zelle liegen bleiben, während die 3 Spindeln, die alle zu dem vierten Centrosoma hinführen, durch die Zellteilung halbiert werden. — In der Zelle  $A-B$  der Fig. 20 dagegen würde wahrscheinlich eine Vierteilung erfolgen; und eine normale Weiterentwicklung des Embryos wäre damit vielleicht ermöglicht.

Fig. 22 repräsentiert einen Fall, in welchem sich die Zelle  $S^1$  normal geteilt hat (ihre Tochterzellen,  $A$  und  $B$ , sind schon wieder in Teilung begriffen), während in  $P^1$  die Zellteilung unterdrückt ist. Die Doppelzelle,  $P^2-S^2$ , enthält hier eine ganze Menge kleiner Kerne, und diese Bildung ist wohl auf eine Chromatinverteilung, ähnlich wie in Fig. 18—19, zurückzuführen.

Fig. 23 und 24 zeigen in den Ektodermzellen  $A$  und  $B$  dieselben abnormen Verhältnisse, die auch in ihrer Mutterzelle  $S^1$  so häufig getroffen wurden. Ich gehe daher nicht näher auf diese

1) Ein Stadium, ähnlich denjenigen in Fig. 20 und 21 dargestellten, und zwar derselben Zucht entnommen, ist schon in meiner Abhandlung über Chromatindiminution (Fig. 8, Taf. XVI) abgebildet.



Abnormitäten ein. — Fig. 24 entspricht mit ihren 5 Zellen dem normalen achtzelligen Stadium, indem eine Zellteilung unterdrückt ist nicht nur in den beiden Ektodermzellen *A* und *B*, sondern auch in der Zelle *P*<sup>2</sup>, die jetzt eine Ansammlung kleiner Kerne enthält.

In betreff des weiteren Schicksales der abnorm entwickelten Zellen habe ich nicht viel zu sagen. Wie oben erwähnt, ist eine Möglichkeit für eine normale Weiterentwicklung vielleicht noch in dem Falle vorhanden, daß die Centrosomen, nachdem eine Zellteilung unterdrückt ist, wieder in die Zelle hineinwandern. Aber auch diese Möglichkeit wird durch die verschiedenartige Anordnung der Chromosomen stark begrenzt, und die große Häufigkeit von Mißbildungen in späteren Furchungsstadien läßt darauf schließen, daß, wenn überhaupt, nur selten eine Rückkehr zu normalen Verhältnissen vor sich geht. — In den vielen Fällen, wo die Centrosomen noch bei dem zweiten Teilungsvorgang einer Zelle ihre oberflächliche Lage behalten (Fig. 4, 18 u. 19), habe ich nie irgend eine Einschnürung der Zelle gesehen, und ich würde es für wahrscheinlich halten, daß hier zum zweiten Mal die Zellteilung unterdrückt werden würde. Dann müßten aber bei der nächsten Teilung 8 Centrosomen in einer Zelle vorkommen, und obwohl ich genug Material auch von späteren Furchungsstadien durchgesehen habe, habe ich nie mehr als 4 gefunden. Dies ließe sich in zweierlei Weise erklären; entweder wäre auch in diesen Zellen mit 4 oberflächlich gelegenen Centrosomen zuletzt eine Zellteilung erfolgt, oder die Centrosomen wären von ihrer dauernden oberflächlichen Lage in der Weise beeinflusst, daß sie sich nicht weiter zu teilen vermögen.

Aus den obigen Erörterungen geht hervor, daß die Ursache der vielen Abnormitäten in dieser Zucht von *Ascaris*-Eiern in einer Abschwächung der Centrosomenthätigkeit zu suchen ist; diese Abschwächung äußert sich darin, daß die Centrosomen, wenn sie einmal mit der Zellenoberfläche in Berührung gekommen sind, abnorme Schwierigkeiten haben, dieselbe wieder zu verlassen, und daß sie daher genötigt sind, von dieser Stelle aus ihre Rolle im Teilungsmechanismus der Zelle zu spielen. — Als allgemeine Wirkungen davon haben wir gefunden, erstens daß die Spindelbildung abnorm verläuft; es werden keine Äquatorialplatten gebildet, und die Verteilung der Chromosomen wird von Zufälligkeiten stark beeinflusst, — zweitens daß die Teilung der betreffenden Zelle unterdrückt wird.

Ich gehe jetzt zu der anderen Zucht über, in welcher Abnormitäten häufig zu finden waren, die, wie ich im Anfang erwähnt habe, durch eine doppelte Einschnürung der Zellen charakterisiert waren (s. Taf. VI).

So verschieden auch die Äußerungen der Abnormalität beider Zuchten sind, so glaube ich doch, daß sie sich auf eine und dieselbe Eigentümlichkeit der Zellen zurückführen lassen, die hier wie dort in einer oberflächlichen Lage der Centrosomen zum Ausdruck kommt.

Die Mißbildungen kommen auch in dieser Zucht meistens unter den frühesten Teilungsstadien vor, und zwar findet man sie sehr häufig in Stadien, wo die Zelle  $S^1$  in Teilung begriffen ist; Bildungen wie Fig. 28 kommen hier oft vor. Doch habe ich sie auch nicht selten bei der ersten Teilung des Eies gesehen (Fig. 29—31) und auch zuweilen auf Stadien, wie sie in Fig. 32 und 33 abgebildet sind, wo die beiden ersten Ektodermzellen ( $A$  und  $B$ ) in Teilung begriffen sind. In Fig. 32 sieht man die vordere Ektodermzelle normalerweise geteilt, während die hintere die charakteristische abnorme doppelte Einschnürung zeigt, und in Fig. 33 ist ein Fall abgebildet, wo diese beiden Zellen in drei durch enge Brücken in Zusammenhang stehende Abschnitte geteilt sind.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß auf diese Zustände jemals eine völlige Trennung in 3 Tochterzellen folgt. Erstens habe ich auf späteren Stadien keine abnormen Bildungen gefunden, die auf eine frühere Dreiteilung einer Zelle zurückweisen könnten. Solche müßten leicht erkennbar sein, da wenigstens eine der 3 Tochterzellen kernlos sein würde; und bei der relativ großen Häufigkeit der Abnormalität auf den ersten Furchungsstadien kann dieser negative Befund entschiedenes Gewicht beanspruchen. — Zweitens habe ich auch mehrmals Bildungen gesehen, die darauf hindeuten, daß später eine Regulierung der Teilung stattfindet; Fig. 29—31 zeigen eine Reihe solcher Fälle; man findet hier das Ei in 2 Zellen geteilt, obwohl auch hier augenscheinlich eine Dreiteilung eingeleitet war. Diese Regulierung kann durch eine neue Einschnürung in der Mitte zwischen den zwei ursprünglichen bewerkstelligt werden (Fig. 29, 31), oder die definitive Durchtrennung folgt annähernd der einen der beiden ursprünglichen Furchen, und die Tochterzellen werden von ungleicher Größe (Fig. 30). — Eine dritte Möglichkeit einer Regulierung wird durch den in Fig. 33 abgebildeten Fall repräsentiert; hier sind die mittleren Stücke beider Ektodermzellen sehr klein im Vergleich mit den äußeren,

und es ist wohl kaum wahrscheinlich, daß die beiden Furchen von Anfang an so nahe aneinander gelegen waren, wie es nach den Größenverhältnissen jetzt scheint. Wahrscheinlich waren die mittleren, kernlosen Teile ursprünglich ungefähr so groß wie die äußeren und nehmen jetzt immer mehr an Größe ab, indem ihr Inhalt durch die noch vorhandenen Verbindungsbrücken in die beiden kernhaltigen Teile hineingezogen wird, bis sich die normalen Verhältnisse wiederhergestellt haben.

Ich möchte noch mit einigen Worten das Verhalten der Kerne und Centrosomen in den von mir beobachteten Fällen berühren, insoweit als ihnen eine aktive Rolle bei den Einschnürungsvorgängen beigelegt werden könnte.

In betreff der Kerne ist nicht viel zu sagen. In den meisten Fällen waren die Tochterkerne schon in Bildung begriffen, und allen Merkmalen nach ist deren Teilung ganz regelrecht vor sich gegangen; die Schwesterkerne scheinen immer unter sich gleich groß zu sein und symmetrisch gelagert mit Rücksicht auf den Äquator der Zelle; in Stadien, wo eine Chromatindiminution zu erwarten wäre (Fig. 32 u. 33), findet man die abgestoßenen Chromatinkörnchen — kurz alles, was die Kernteilung anbelangt, ist völlig normal. Auch die Lage des Kernes scheint keine Bedeutung für das Auftreten der Einschnürungen zu haben; gewöhnlich ist ein Tochterkern in jedem der äußeren Teile der Zelle zu finden, während der mittlere Teil kernlos ist; aber es können auch beide Tochterplatten im centralen Abschnitt liegen (Fig. 32).

Polstrahlungen waren in diesen doppelt eingeschnürten Zellen überall deutlich zu sehen, immer eine in jedem der äußeren Abschnitte, und zwar ganz oberflächlich gelegen.

Wie schon oben erwähnt, ist eine solche oberflächliche Lage der Centrosomen zur Zeit der fertig gebildeten Tochterplatten bei *A. lumbricoides* das normale Verhalten, und insofern wäre daraus nichts zu schließen, wenn nicht in derselben Zucht auch Bildungen, wie die in Fig. 25 und 26, vorhanden wären. Diese Figuren<sup>1)</sup> zeigen, daß auch hier eine Teilung der Centrosomen und ein Auseinanderweichen ihrer Hälften zuweilen vor sich geht, noch ehe dieselben die Zellenoberfläche verlassen haben; und ein Vergleich mit den

1) Auf die Form der Zellen in diesen Figuren ist kein Gewicht zu legen. In Fig. 25 ist die eigentümliche, ringförmige Furchung um die Sphären herum wohl sicher eine Schrumpfungerscheinung; ob dasselbe mit der Furchung in Fig. 26 der Fall ist, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden.



Anfangsstadien der früher beschriebenen abnormen Bildungen (Fig. 5, 6 und 11) legt den Gedanken nahe, daß auch Fig. 25 und 26 Vorstadien repräsentieren zu den so häufig vorkommenden Abnormitäten dieser Zucht, oder mit anderen Worten, daß die doppelte Einschnürung der Zellen, ebenso wie die Unterdrückung der Zellteilung in der anderen Zucht, auf eine Abschwächung der Centrosomenthätigkeit zurückzuführen sei, die darin zum Ausdruck kommt, daß die Centrosomen ihre Lage an der Zelloberfläche während eines ganzen Teilungsvorganges nicht verlassen.

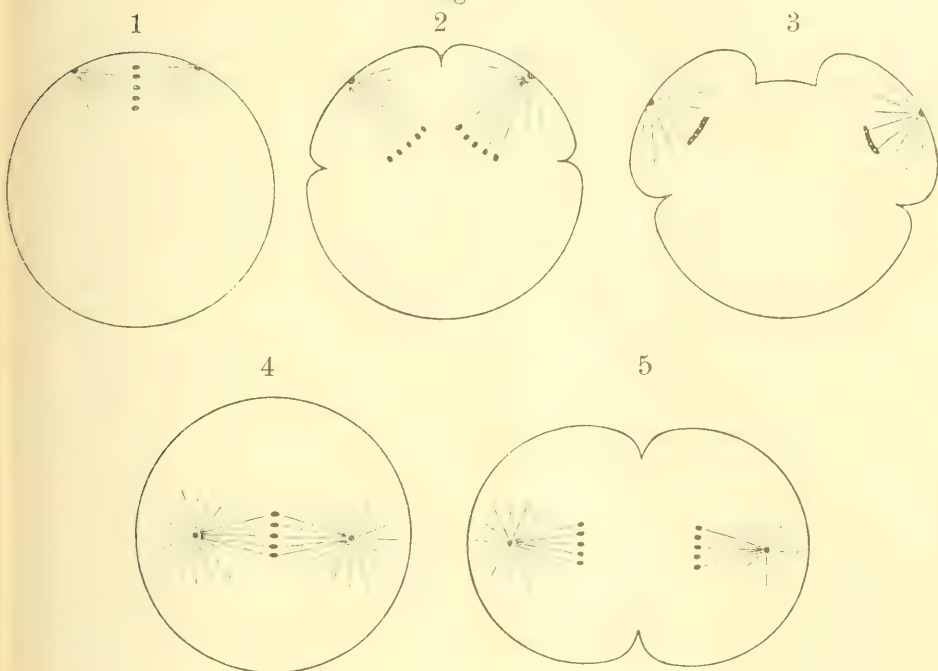
Leider sind die Anfangsstadien der abnormen Bildungen dieser Zucht sehr sparsam vertreten; und speciell in Bezug auf das Spindelstadium ist eine große Lücke vorhanden. Diese Lücke wird um so mehr fühlbar, als man, ehe sie ausgefüllt ist, nicht mit voller Sicherheit einen genetischen Zusammenhang behaupten kann zwischen den eben erwähnten, in Fig. 25 und 26 abgebildeten Stadien vor der Spindelbildung und den vielen anderen, wo die Tochterplatten schon weit voneinander entfernt sind. Immerhin darf man aus den völlig normal aussehenden, höchst regelmäßig gebildeten Tochterplatten auf eine ebenso normal ausgebildete Aequatorialplatte zurückschließen, und ein Vergleich mit den peripher gelegenen Spindeln in der zuerst beschriebenen Zucht ergibt es als wahrscheinlich, daß die Kernteilung auch hier in ähnlicher Weise vor sich gegangen ist.

Daß die Einschnürungen des Zellkörpers von der Lage der Centrosomen abhängig sind, ergibt sich durch eine Betrachtung sämtlicher Figuren als zweifellos; überall sieht man die Furchen in gewissem, rings gleichem Abstand von den Centren einschneiden und immer genau symmetrisch in Verhältnis zu diesen. Nur in dem einen Falle, der in Fig. 29a und b abgebildet ist, habe ich eine Ausnahme von dieser Regel gesehen; diesem Falle kann aber keine Bedeutung zugelegt werden, da die betreffende Teilung, bei welcher die doppelte Einschnürung sich zeigte, schon vollendet ist — die Tochterkerne sind völlig ausgewachsen, und auch die Zelle ist durch eine definitive Furche in 2 Tochterzellen zerlegt; eine Lageveränderung der Centrosomen mit den immer mehr verschwindenden Sphären ist dann wahrscheinlich nach der vollendeten Teilung eingetreten, so wie sie ZUR STRASSEN für alle Ruhestadien zwischen den Zellteilungen bei *Ascaris* beschrieben hat (6). — Sonst geht es aus allen abnormen Bildungen hervor, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Einschnürungen und Sphären vorhanden ist; und die für diese Zucht charakteristischen



doppelten Einschnürungen ließen sich vielleicht in der Weisc auf die periphere Lage der Centrosomen zurückführen, wie es in den schematischen Abbildungen (Fig. A) dargestellt ist.

Fig. A.



Nach der Teilung des oberflächlich gelegenen Centrosomas entfernen sich die Tochtercentrosomen voneinander, wobei sie der Zelloberfläche entlang gleiten. Von dieser Stelle üben sie ihre Wirkung bei der Kern- und Zellteilung aus, und die erste Folge ihrer abnormen Lage wäre dann die Bildung von peripher gelegenen Spindeln (Fig. A 1), wie sie in der zuerst beschriebenen Zucht häufig vorkamen, und in Fig. 1, 2, 5, 6 etc. abgebildet sind. Fig. A 2 stellt die beginnenden Einschnürungen des Zellkörpers dar (vergl. Fig. 27, 30 und 31, Taf. VI); sie sind im ganzen Umkreis der beiden Strahlungsbereiche deutlich sichtbar, und es muß angenommen werden, daß jede Sphäre für sich einen kontrahierenden Einfluß auf das Protoplasma übt bis zu einer gewissen Entfernung von ihrem Centrum; die beiden Furchen würden dann die äußeren Grenzen derjenigen Bereiche bezeichnen, innerhalb welcher dieser Einfluß sich geltend machen kann.

In dieser Weise wäre die doppelte Einschnürung der Zellen in einfacher Weise auf die abnorme Lage der Centrosomen zurückzuführen. Bei der normalen Lage derselben zur Zeit der beginnenden Einschnürung — im Inneren der Zelle und einander diametral entgegengesetzt (Fig. A 4) — würde die Einzelwirkung jeder Sphäre in einer auf die Verbindungslinie der beiden Centren senkrechten Furche zum Ausdruck kommen; und falls der Wirkungskreis auf beiden Seiten groß genug ist, muß in Kombination der beiderseitigen Wirkungen eine einfache Furche im Äquator resultieren, während bei einer oberflächlichen und einseitigen Lage der Strahlungscentren, wie sie hier vorausgesetzt ist, ein Zusammenfallen der Einwirkungen nur teilweise (Fig. A 2) oder gar nicht (Fig. A 3) eintreten könnte. Allerdings würde dabei, angesichts solcher Bilder, wie Fig. 28, noch weiter anzunehmen sein, daß in unserem abnormen Falle der Wirkungsbereich der Sphären wesentlich kleiner ist als normalerweise; allein dies könnte ungezwungen aus der oberflächlichen Lage der Centren erklärt werden, besonders nachdem wir aus der anderen Serie wissen, wie bei dieser Lage unter Umständen jede Wirkung auf das Protoplasma fehlt.

Damit lassen sich Bildungen verstehen, wo eine Zelle scheinbar im Begriff ist, sich durch zwei parallele Furchen in drei Stücke zu teilen (Fig. 32). Zuerst möchte ich bezüglich dieser Fälle bemerken, daß die zwei Einschnürungen einer Zelle in Wirklichkeit nie ganz parallel waren, und auch dementsprechend eine durch die Mitte aller drei Abschnitte gelegte Linie einen Bogen bilden würde. Selbst in dem in Fig. 32a abgebildeten Falle, wo, in Dorsalansicht gesehen, die drei Abschnitte in einer Ebene zu liegen scheinen, ergibt sich doch durch Drehung des Embryos, (Fig. 32 b zeigt denselben in seitlicher Ansicht), daß der mittlere Teil bedeutend höher steht als die äußeren, die völlig symmetrisch auf beiden Seiten des Embryos gelegen sind. Die gegenseitige Lage der drei Abschnitte der abnormen Zellen läßt sich für die eben besprochenen Fälle durch die schematische Darstellung in Fig. A 3 charakterisieren; und diese ließe sich in der Weise von Fig. A 2 ableiten, daß sich die Tochtercentrosomen, noch immer oberflächlich, weiter voneinander entfernt, und dadurch auch eine Verschiebung der beiden um die Sphären abgegrenzten Protoplasmabereiche bewirkt hätten.

Ich möchte in dieser Verbindung auf die große Ähnlichkeit aufmerksam machen, die zwischen diesen bei *Ascaris* abnormen

Bildungen und den normalen Furchungsvorgängen bei *Myzostoma* (DRIESCH, 5; WHEELER 7), vorhanden ist. — Ein Blick auf WHEELER's Fig. 46 und 47 ergibt, daß bei *Myzostoma* die Sphären mit der Spindel excentrisch in der Zelle liegen, und daß die Furchen, wie in meinem Falle, in rings gleichem Abstand um die beiden Centren auftreten. In beiden Fällen reguliert sich später die Teilung, bei *Myzostoma* stets in der Weise, daß eine der zwei Furchen zur Hauptfurche wird.

Wenn nach dem oben Erörterten die Abnormitäten beider Zuchten auf eine und dieselbe Ursache zurückzuführen sind, nämlich auf eine Abschwächung der Centrosomenthätigkeit, die sich zuerst in einer oberflächlichen Lage derselben ausprägt, dann bleibt noch übrig, zu untersuchen, wodurch die ganze Verschiedenheit in der weiteren Ausbildung der Abnormitäten beider Zuchten bewirkt ist.

Ein Vergleich zwischen beiden Reihen von abnormen Bildungen ergibt als gemeinsam für beide eine oberflächliche Lage der Centrosomen, aber während in der ersten die Spindelbildung eine völlig regellose war, ohne Aequatorialplatten und mit einer ganz zufälligen Verteilung des Chromatins auf die Tochterkerne, und die Zellteilung unterdrückt wurde, findet man in der letzteren die Kernteilung ganz regulär verlaufend und eine, wenn auch auf Umwegen durchgeführte, Zerlegung des Zellkörpers in 2 Tochterzellen.

Dieser Unterschied deutet darauf hin, daß die Abschwächung der Centrosomenthätigkeit in der ersteren Zucht eine größere war als in der letzteren, was in den Kernteilungsvorgängen beider Zuchten direkt zum Ausdruck kommt. Was den Unterschied in der Teilung des Zellkörpers betrifft, so müssen hier wohl zwei Punkte auseinandergehalten werden, entsprechend den zwei verschiedenen Vorgängen, die bei der Protoplasmazerlegung der zweiten Serie eine Rolle spielen. Wir finden zuerst je eine in gewissem Abstand von jedem Centrosoma auftretende Furche, und später eine von diesen Furchen mehr oder weniger unabhängige einfache Durchtrennung des Protoplasmas zu 2 Tochterzellen. — In der ersten Serie fehlen beide Erscheinungen. Das Fehlen der Einfurchung darf wohl direkt aus einer noch geringeren Wirksamkeit der Centren (oder Sphären) als derjenigen, die in der zweiten Serie zu beobachten ist, erklärt werden; für das gänzliche Fehlen der Protoplasmadurchtrennung könnte aber weiterhin noch

ein indirekter Faktor in Betracht kommen, nämlich eine Abhängigkeit von den Verhältnissen bei der Kernteilung. Wie erwähnt, besteht ein Hauptunterschied in der Karyokinese beider Zuchten darin, daß in der ersten keine Äquatorialplatten gebildet werden, während sie in der letzteren als ganz normal angenommen werden müssen; und es wäre, nach den Beobachtungen BOVERI's (2) an Seeigeleiern, denkbar, daß eben in diesem Mangel der typischen Verbindung beider Sphären die Ursache der Unterdrückung der Zellteilung in der ersten Zucht zu suchen sei. Die doppelten Einschnürungen der zweiten Zucht wären dagegen, — wie oben auseinandergesetzt — nur auf die abnorme, oberflächliche Lage der Centrosomen zurückzuführen.

Ich möchte, ehe ich diesen Aufsatz beendige, meinen herzlichsten Dank Herrn Prof. Dr. BOVERI für sein anregendes Interesse während meiner Arbeit, sowie für seine wertvollen Bemerkungen beim Durchlesen meines Manuskriptes aussprechen.

Würzburg, Juli 1901.

---

### Litteraturverzeichnis.

- 1) BONNEVIE, K., Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Jen. Zeitschr., 1901.
  - 2) BOVERI, TH., Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, 1896.
  - 3) — Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. zum 70. Geburtstage v. KUPFFER, 1899.
  - 4) — Ueber die Natur der Centrosomen. Zellenstudien, Heft 4, 1901.
  - 5) DRIESCH, H., Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Anhang III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IV, 1897.
  - 6) ZUR STRASSEN, O., Ueber die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XII, 1901.
  - 7) WHEELER, W. M., The Maturation, Fecundation and Early Cleavage of *Myzostoma glabrum* LEUCKART. Arch. de Biol., T. XV, 1897.
-



### Tafelerklärung.

---

Alle Abbildungen sind bei Anwendung von Zeiß, Apochr. Immers. (Brennweite 2 mm) gezeichnet; Kompens.-Okular 6 ist zu den Figg. auf Taf. IV und V benutzt, während alle Figuren auf Taf. VI mit Ok. 4 ausgeführt sind. Bezeichnung der Zellen nach BOVERI (3).

#### Tafel IV.

Fig. 1 u. 2. Befruchtete Eier mit peripher gelegenen Spindeln.

Fig. 3 u. 4. Ungeteilte Eier mit vierpoligen Teilungsfiguren, dem normalen Zweizellenstadium entsprechend.

Fig. 5—8. Stadien von 2 Zellen. In der Zelle  $S^1$  abnorme Spindeln mit oberflächlich gelegenen Polen.

Fig. 9. Normales Zweizellenstadium mit beginnender Teilung der Zelle  $S^1$ .

Fig. 10. 2 Blastomeren, dem normalen Dreizellenstadium entsprechend. In  $S^1$  ( $A-B$ ) ist die Teilung unterdrückt, in  $P^1$  eine abnorme Spindelbildung.

Fig. 11. Stadium von 3 Zellen. In  $P^1$  wird abnorme Spindelbildung eingeleitet.

Fig. 12 u. 13. 3 Blastomeren, dem normalen Vierzellenstadium entsprechend. In  $S^1$  ( $A-B$ ) eine Teilung unterdrückt.

Fig. 14. Schnitt durch eine normale Zelle vor der Spindelbildung.

#### Tafel V.

Fig. 15—21. 3 Blastomeren, dem normalen Vierzellenstadium entsprechend. In  $S^1$  ( $A-B$ ) ist eine Teilung unterdrückt, und vierpolige Teilungsfiguren sind überall vorhanden oder in Bildung (Fig. 15—16). In Fig. 15—19 liegen alle Strahlungscentren ganz oberflächlich, in Fig. 20 u. 21 dagegen im Inneren der Zellen. In den letzteren Figuren Chromatindiminution in allen Spindeln.

Fig. 22. 3 Blastomeren, dem normalen Vierzellenstadium entsprechend. Eine Teilung ist in  $P^1$  ( $P^2-S^2$ ) unterdrückt, während die Tochterzellen von  $S^1$  ( $A$  und  $B$ ) schon wieder in Teilung begriffen sind.

Fig. 23. Stadium von 4 Zellen. In  $A$  und  $B$  abnorme Spindeln.

Fig. 24. 5 Blastomeren, dem normalen Achtzellenstadium entsprechend. In  $A$  ( $a-\alpha$ ),  $B$  ( $b-\beta$ ) und  $P^2$  ( $P^3-S^3$ ) Unterdrückung einer Zellteilung.

## Tafel VI.

Fig. 25—28. Stadien von 2 Zellen. In  $S^1$  die Strahlungscentren oberflächlich gelegen. In Fig. 25 u. 26 ist die Form dieser Zelle wahrscheinlich als eine Schrumpfungerscheinung zu betrachten. Fig. 27 u. 28 zeigen in  $S^1$  doppelte Einschnürung des Protoplasmas. *R.K.* Richtungskörper.

Fig. 29a—b. Stadium von 2 Zellen, von verschiedenen Seiten gesehen. Bei der ersten Teilung des Eies sind 2 Furchen angelegt, während eine dritte zwischen ihnen zuletzt zur Teilung geführt hat.

Fig. 30 u. 31. Stadien von 2 Zellen, die durch abnorme Teilung des Eies entstanden sind. In Fig. 30 ist eine der ersten Furchen zur Hauptfurche geworden; in Fig. 31 ist das Ei durch eine neue Furche geteilt. *R.K.* Richtungskörper.

Fig. 32a—b. Stadium mit 5 Zellen, a in dorsaler Ansicht, b von der Seite gesehen. In der Zelle *B* abnorme Teilung mit doppelter Einschnürung.

Fig. 33. Stadium ähnlich wie Fig. 32. Beide Ektodermzellen, *A* und *B*, sind durch doppelte Furchen eingeschnürt und anscheinend je in drei Teile geteilt, die doch unter sich in Verbindung stehen.

# Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns.

Von

Ernst Teichmann.

Hierzu Tafel VII—X.

Durch die Arbeiten von RICHARD HERTWIG (10), T. H. MORGAN (14, 15) und J. LOEB (11, 12, 13) schien eine abermalige Untersuchung der Befunde erwünscht, von denen BOVERI (1) im Jahre 1888 unter dem Titel Ueber partielle Befruchtung Mitteilung gemacht hat. Es sei zunächst daran erinnert, um was es sich handelt: Als bei Eiern von *Echinus microtuberculatus*, die 14 Stunden in nicht erneutem Seewasser gelegen hatten, künstliche Besamung mit Spermatozoen vorgenommen wurde, die so lange mit 0,05 Proz. Kalilauge behandelt worden waren, bis nur noch ein kleiner Teil von ihnen beweglich war, zeigte es sich, daß nur ganz wenig Eier normal befruchtet waren; in etwa die Hälfte waren mehrere Spermatozoen eingedrungen; die übrigen waren zwar monosperm befruchtet, aber der Spermakern verhielt sich in einer von der normalen abweichenden Weise. Er vereinigte sich nämlich nicht mit dem Eikern. „Dieser teilt sich vielmehr allein, und das Ei furcht sich in der normalen Weise; der Spermakern gelangt in eine der beiden Furchungszellen. Diese teilen sich abermals . . . es entstehen 4 vollkommen regulär gebildete Blastomeren, und der Spermakern findet sich jetzt in einer von diesen Zellen. In der Mehrzahl der Präparate tritt er jetzt in die Entwicklung ein. Er ist während der bisherigen Furchung allmählich größer geworden und besitzt auf dem erreichten Stadium den Bau eines typischen ruhenden Kerns. In diesem Zustande legt er sich an den Kern seiner Furchungszelle an und verschmilzt mit diesem, worauf die in normaler Weise auftretende äquatoriale Furche die 4 Blastomeren in 8 zerlegt“ (a. a. O., S. 65 f.). Weiter als bis zu diesem Stadium sind die Einzelheiten der Entwicklung nicht mit Sicherheit verfolgt worden. Doch konnte konstatiert werden, daß sich solche Eier bis zum Blastulastadium normal weiter entwickeln.

Es war also eine Lähmung des Spermakerns eingetreten, ohne daß dadurch die Entwicklung des Eies irgendwie gestört worden wäre. Aber die Lähmung erstreckte sich nur auf gewisse Teile des Spermatozoons; dieses „greift trotz seiner scheinbaren Inaktivität schon im ungefurchten Ei in den Entwicklungsgang ein“. Die Pole der entstehenden karyokinetischen Figur stammen nämlich in ihrem „wesentlich aktiven“ Teil vom Spermatozoon ab. Die Strahlung, die bald nach dem Eindringen um den Spermakopf entsteht und die normaler Weise mit dem Spermakern zusammen gegen den Eikern rückt, löste sich bei den mit Kalilauge behandelten Spermatozoon vom Kerne los und legte sich, während jener zurückblieb, allein an den Eikern an, um hier die Pole der Furchungsspindel zu erzeugen.

Hiermit schien eine Bestätigung dessen gegeben zu sein, was BOVERI schon früher ausgesprochen hatte, daß nämlich „die befruchtende Wirkung des Spermatozoons höchst wahrscheinlich auf nichts anderem beruhe, als auf der Einführung dieses achromatischen Bestandteils (Centrosoma), daß dagegen die Vereinigung, ja selbst die gleichzeitige Anwesenheit der beiden Geschlechtskerne für die Erreichung der Teilungsfähigkeit ohne Belang sei“ (a. a. O., p. 69). Es war zwar in diesen Eiern auch ein Spermakern vorhanden, aber da er alle bei der normalen Entwicklung bethätigten Eigenschaften vermissen ließ, so durfte gesagt werden, „daß dieser gelähmte Kern auf die im Ei sich abspielenden Vorgänge ohne Einfluß ist. Und wenn wir dann weiterhin sehen, daß auch jene Furchungszellen, welche nicht den geringsten Teil der väterlichen Kernsubstanz erhalten haben, sich dennoch ganz ebenso zu teilen vermögen wie jene, welche den ganzen Spermakern oder dessen Derivate in sich bergen, so scheint mir damit ein fast vollgiltiger Beweis für die Entbehrlichkeit des Spermakerns erbracht und der Schluß gerechtfertigt zu sein, daß dieser Kern schon im Ei fehlen könnte, ohne daß die durch die Einführung des Spermacentrosoma bedingte Teilungsfähigkeit durch diesen Mangel beeinträchtigt würde. Jedenfalls ist so viel gewiß, daß die beschriebenen Eier nicht als partiell befruchtete bezeichnet werden dürfen, sondern daß sie ebenso total befruchtet sind, wie die normalen“ (a. a. O., p. 69 f.).

Angesichts der anfangs erwähnten Arbeiten mußte sich nun aber die Frage erheben, ob nicht doch vielleicht der eben beschriebene Vorgang durch die Wirkung eines Ovocentrums bedingt sei, wie solches bei den R. HERTWIG'schen und zum Teil wenigstens auch bei MORGAN's Versuchen eine Rolle spielt und dessen Auf-



treten in den ohne Befruchtung sich zu Plutei entwickelnden Seeigeleiern LOEB's a priori anzunehmen ist (BOVERI 5, p. 15; ders. 7, p. 11). Da nämlich der Spermakern durch die ihm zu teil gewordene chemische Behandlung so stark angegriffen worden ist, daß er unter Umständen erst im Achtzellenstadium aus seinem passiven Verhalten heraustritt, so wäre es an sich nicht unmöglich, daß es nur des Eindringens des Spermakopfes in das Ei bedurft hätte, um durch diesen Reiz Strahlungen auszulösen, die im übrigen ihren Grund in dem Vorhandensein eines Eicentrosoms hätten. Es läge dann eine ähnliche Erscheinung vor, wie sie H. E. ZIEGLER (16) beschrieben hat: das befruchtete Seeigelei wurde durch einen Wasserstrom so gegen einen Baumwollenfaden gedrängt, daß es durch ihn in zwei Stücke geteilt wurde. Diese standen zunächst noch in Verbindung miteinander; das eine enthielt den Eikern, das andere den Spermakern. Dem eingedrungenen Spermatozoon war aber durch den Faden der Weg zum Eikern versperrt. Trotzdem trat auch am Eikern eine Strahlung auf. Da nun die Spermacentrosomen in dem Stück, das den Spermakern enthielt, mit diesem eine karyokinetische Figur bildeten, so läßt sich jene als das durch den Reiz des eingedrungenen Spermatozoons zur Aktivität gebrachte Ovocentrum betrachten. Allerdings hatte diese Strahlung nicht die Kraft, einen wirklichen Furchungsprozeß zum Ablauf zu bringen; der Kern wurde zwar mehreremale aufgelöst und neugebildet, der Zellkörper rundete sich auch in der Umgebung der Centren ab, aber die Bildung einer zweipoligen Figur und die Teilung unterblieb. — Diese Beobachtung ZIEGLER's wurde durch einen von BOVERI (6, p. 5) angestellten Versuch bestätigt: frisch befruchtete Seeigeleier wurden durch Schütteln fragmentiert. Dabei ereignete es sich häufig, daß eines der Bruchstücke lediglich den Eikern enthielt. Oft drang in solche Stücke nochmals ein Spermatozoon ein. Geschah dies nicht, so vergrößerte sich der Eikern, löste sich auf und erschien wieder. Er verhielt sich also ähnlich wie bei dem ZIEGLER'schen Versuch, und es muß angenommen werden, daß er durch das eingedrungene, aber gleich darauf wieder von ihm getrennte Spermatozoon zu diesem Verhalten veranlaßt worden ist. Aber auch diese Eibruchstücke fürchten sich nicht<sup>1)</sup>.

1) Neuerdings hat BOVERI mitgeteilt, daß sich solche Eibruchstücke sogar teilen können. Er beobachtete eines, welches es bis zum Vierzellenstadium brachte. (Das Problem der Befruchtung. Jena, G. Fischer, 1902, p. 45.)

Dennoch ist es sehr wohl möglich, daß auch wirkliche Teilungen mit Hilfe des Ovocentrums zustande kommen. RICHARD HERTWIG hat solche bei unbefruchteten Seeigeleiern, die er mit 0,1 Proz. Strychnin behandelt hatte, wenn auch selten beobachtet (10, p. 44) und sie als echte Zellteilungen, die durch typische Karyokinese des Kerns eingeleitet werden, erkannt (10, p. 62). Wenn man hiermit die LOEB'schen Versuche zusammenhält, die einen normalen Ablauf der ohne Spermacentrosomen eingeleiteten Teilung voraussetzen, so ergibt sich eine Stufenfolge des Wirkungsgrades der Ovocentren, die immerhin an die Möglichkeit denken läßt, es möchten die im Anfang geschilderten Vorgänge auf die gleiche Ursache zurückzuführen sein<sup>1)</sup>.

Natürlich kann dieser Einwand gegenüber den Beobachtungen an lebenden Eiern, wie sie der eingangs erwähnten Mitteilung BOVERI's zu Grunde lagen, nicht erhoben werden. Ueber die Herkunft der Strahlungen vom Spermatozoon konnte dabei kein Zweifel obwalten. Da jedoch nach den besprochenen neuen Ergebnissen ein dokumentarischer Beweis für die Richtigkeit des Beobachteten durch eine Serie von Abbildungen wünschenswert schien, hat mich Herr Professor BOVERI aufgefordert, sein konserviertes Material einer genaueren Durchsicht zu unterziehen. Aus den vorhandenen Präparaten, die zur Ergänzung der Beobachtungen am lebenden Objekt angefertigt worden waren, hatte BOVERI nur 2 Abbildungen veröffentlicht zu dem Zwecke, die Zahl der Chromosomen des Eikerns zu bestimmen. Nun aber sollte eine Rekonstruktion des ganzen Vorganges versucht werden. Leider stellte sich dabei heraus, daß gerade die frühesten Stadien in den Präparaten äußerst selten sind. Die Zustände der Strahlungen, die bei diesen zu beobachten waren, entsprachen zwar so vollkommen denen der normalen Befruchtung, daß, wie meine Abbildungen lehren werden, schon danach an einer vollen Uebereinstimmung der Vorgänge kein Zweifel bestehen konnte. Eine lückenlose Folge von Stadien war aus dem vorhandenen Material aber nicht zu gewinnen. Um diesen Mangel auszugleichen, wurden

---

1) Diese Abhandlung war schon in Druck gegeben, als die *Experimental Studies in Cytology* von E. B. WILSON (Arch. f. Entwicklungsmechanik, XII, 4 und XIII, 3) erschienen. Ich muß es mir daher leider versagen, auf die dort mitgeteilten wichtigen Beobachtungen einzugehen, kann das aber um so eher thun, als ich eben jetzt mit Untersuchungen beschäftigt bin, die mich veranlassen werden, WILSON's Arbeit eingehend zu berücksichtigen.

Dyspermien mit in die Untersuchung gezogen. In ihnen bot sich ein einfaches Kriterium für die Herkunft der Strahlungen dar: finden sich in dysperm befruchteten Eiern regelmäßig zwei Doppelstrahlungen, so muß angenommen werden, daß sie auf die beiden eingedrungenen Spermatozoen zurückgehen. Und wenn die Strahlungen dyspermer Eier von Spermacentrosomen herrühren, so ist nicht einzusehen, warum sich die Strahlungen monospermer Eier anders verhalten sollten.

Eine andere Eigenschaft der Präparate hat eine Beeinträchtigung der Abbildungen zur Folge gehabt: die Eier sind in toto mit Boraxkarmin gefärbt und in Kanadabalsam eingebettet. Dadurch ist es natürlich unmöglich geworden, sie zu drehen. Sie mußten also in der Lage, in der sie nun einmal waren, gezeichnet werden, selbst wenn die so gewonnenen Bilder nicht in jeder Beziehung die wünschenswerte Deutlichkeit und Klarheit zeigten. — Ferner sei erwähnt, daß die Färbung nicht immer gestattete, die chromatischen Verhältnisse mit voller Sicherheit festzustellen; daher ist nicht versucht worden, die Chromosomen ihrer Zahl nach in jedem einzelnen Falle genau wiederzugeben. — Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß die Eier in ihrem Umfange nicht unerhebliche Unterschiede aufweisen. Das erklärt sich daraus, daß manche von ihnen durch das lange Liegen im Kanadabalsam unter dem Deckglas — die Präparate entstammen dem Winter 1887 auf 1888 — stark gepreßt worden sind. — Auf Besonderheiten der zu dem Experiment benutzten Geschlechtsprodukte wird im Laufe der Untersuchung noch einzugehen sein.

## Spezieller Teil.

Es soll nun zunächst beschrieben werden, was sich über die Vorgänge bei monospermer Befruchtung hat ermitteln lassen; daran sei eine Schilderung dessen angeschlossen, was sich aus der Untersuchung von Dyspermien ergeben hat; schließlich sollen noch einige besondere Fälle einer Betrachtung unterzogen werden.

### I. Monosperme Befruchtung.

So frühe Stadien wie das in Fig. 1 abgebildete sind in den vorhandenen Präparaten äußerst selten<sup>1)</sup>. Meistens findet sich

1) In dieser und anderen Figuren finden sich mehrere Kerne. Dieselben stammen vom Eikern ab. Auf diese Erscheinung wird an anderer Stelle ausführlicher eingegangen werden.



die Strahlung am Eikern, und auch der Spermakern liegt in größerer oder geringerer Nähe desselben. Nicht selten aber kommt es vor, daß der Spermakern mehr in der Peripherie zurückbleibt (Fig. 2, 4—6). Er ist dann meistens um wenig größer geworden und es hat sich ein heller Hof um ihn gebildet (Fig. 4, 5, 6). In anderen Fällen wiederum behält er sein ursprüngliches Aussehen fast ganz und nimmt nur etwas an Größe zu (Fig. 2, 3). Bedeutungsvoll ist dabei zweierlei: zuerst das Verhältnis des Spermakerns zu den Strahlungen; es ist sozusagen lockerer geworden, als es normalerweise sein müßte; aber ganz gelöst ist es nie. Denn die Strahlungen entfernen sich zwar vom Spermakern, meistens lange bevor sie am Eikern ankommen, teilen sich unterwegs und rücken unter Umständen schon ein gutes Stück auseinander (Fig. 3), aber sie geben ihre Beziehung zum Spermakern nie ganz auf, im ungünstigsten Falle liegt er im Bereiche ihrer Ausläufer (Fig. 6). Sodann zweitens: für das weitere Geschick des Spermakerns ist seine Lage zur künftigen Furche entscheidend. Er kann entweder in deren Ebene hineingeraten: das würde voraussichtlich eintreten, wenn er wie in Fig. 3 zwischen den Tochterstrahlungen mitten inne liegt; rücken diese bis zur Gegenüberstellung am Eikern auseinander, so wird der Spermakern diesem noch etwas genähert. Löst sich nun der Eikern auf und bildet sich die Aequatorialplatte, so wird der Spermakern in deren Ebene seinen Platz finden (Fig. 7, 12, 13). Oder aber der Spermakern befindet sich außerhalb der Ebene der künftigen Furche, so daß er mit deren Mittelpunkt einen Winkel bildet, der sich einem Rechten nähert. Würden sich z. B. die Tochterstrahlungen der Fig. 6 voneinander bis zur Opposition entfernt haben, so würde der Spermakern im Bereiche der ihm nächsten Strahlung liegen und sich etwa so zur Aequatorialplatte einstellen wie in der Abbildung, die BOVERI (3, Fig. 53 a) gegeben hat oder wie es Fig. 10 dieser Abhandlung zeigt.

Inzwischen hat sich der Eikern mit den beiden Tochterstrahlungen zur ersten Furchungsspindel umgebildet. Die Aequatorialplatte besteht lediglich aus den chromatischen Elementen des Eikerns (vgl. a. a. O., Fig. 53 a und b). Sie verhält sich ganz normal: die Chromosomen teilen sich der Länge nach, die Teilstücke, an ihren Enden von Spindelfasern besetzt, rücken, den sich voneinander entfernenden Polen der Spindel folgend, auseinander. Die Tochterchromosomen nehmen im weiteren Verlaufe Bläschenform an, das Ei furcht sich, die Bläschen vereinigen sich, jede



Blastomere hat einen Kern erhalten, der nur vom Eikern her stammt, also nur mütterliches Chromatin enthält.

Der Spermakern beteiligt sich nicht an diesen Vorgängen. Liegt er außerhalb der Aequatorialplatte, so verändert er sein Aussehen überhaupt nicht. Er wird einfach von den Bewegungen der Strahlung, in deren Bereich er sich befindet, mitgenommen. So gelangt er in eine der beiden Blastomeren, ohne daß er eine auffallende Wandlung durchgemacht hätte (Fig. 10, 11, 17 und 18).

Etwas anders verhält er sich, wenn er in den Bereich der ersten Furchungsspindel zu liegen kommt. Zwar vereinigt er sich auch in diesem Falle in der Regel nicht mit dem Eikern, er geht ganz in die eine der beiden Blastomeren über<sup>1)</sup>). Allein sein Chromatin erfährt doch eine merkliche Auflockerung (Fig. 12 und 13). Wie groß aber der Widerstand ist, den er allen Einflüssen entgegensetzt, zeigen Fig. 13, 19 und 20: hier ist das Chromatin des Spermakerns weit auseinander gezogen, ja in mehrere Fetzen gerissen; es ist, als ob der Gegenpol sich mit aller Gewalt eines Stückes von ihm habe bemächtigen wollen; dennoch geht er ungeteilt in die eine Blastomere über. Daran kann nach Fig. 13 kein Zweifel sein. Denn die Pole sind hier schon weit auseinander gerückt, die Chromosomen sind im Bläschenzustand und die Zelle ist deutlich gestreckt. Das Auftreten der Furche steht also unmittelbar bevor; vom Spermakern ist aber auch nicht das kleinste Chromatinteilchen am Gegenpol zu bemerken. — Uebrigens konnte mehrfach beobachtet werden, daß ein Zerreißen des Spermakerns in zwei Hälften thatsächlich vorkommt. Es kann das natürlich nur dann eintreten, wenn die Wirkung der beiden Pole auf den Spermakern annähernd gleich ist. Wie gewaltsam dieser Prozeß verläuft, zeigt die beigegebene Abbildung (Fig. 45). Der Spermakern ist stark zerfetzt, und vielleicht hat die einschneidende Furche mitgeholfen, die Zerteilung zu vollenden. Der ganz analoge Vorgang wurde auch im Vierzellenstadium gesehen.

Immerhin scheint die Auflockerung, die das Chromatin des Spermakerns in der ersten Furchungsspindel erfahren hat, seine

---

1) Es kommt allerdings vor, daß sich das Chromatin des Spermakerns mit dem des Eikerns in der ersten Furchungsspindel vereinigt, ohne daß eine vorherige Verschmelzung der beiden Kerne stattgefunden hätte. Obgleich ungewöhnlich, hat doch dieses Verhalten denselben Effekt wie das normale. Hierauf wird an anderer Stelle zurückzukommen sein.

Widerstandskraft gebrochen zu haben. In der neugebildeten Blastomere müssen Eikerderivat und Spermakern in nahe Berührung miteinander kommen. Ohne daß gerade eine Verschmelzung eintreten braucht, wird doch das Chromatin beider Kerne bei der Vorbereitung zu der nächsten Teilung in der Äquatorialplatte vereinigt und gleichmäßig auf die beiden neuen Zellen verteilt werden. Das ergibt sich ungezwungen aus den 3 Stadien, die in Fig. 14—16 abgebildet sind. In Fig. 14 liegen Eikerderivat und Spermakern in der linken Zelle noch deutlich unterscheidbar dicht nebeneinander; auf jedem der beiden Kerne ist, näher ihrem breiteren Ende, eine kleine Strahlung vorhanden die nicht gezeichnet worden ist, um dem Bilde seine Deutlichkeit zu erhalten. Rücken diese Strahlungen noch ein wenig weiter auseinander, so haben sie die beiden Kerne zwischen sich gefaßt. Der Schritt bis zum Stadium der Fig. 15 ist nicht sehr groß: in beiden Blastomeren liegt die zweite Furchungsspindel mit eben sich bildenden Tochterplatten in Polansicht vor. Aber während die Pole der rechten Zelle nur spärlich Chromatin zwischen sich begreifen — offenbar nur die Hälfte der ihnen normalerweise zukommenden Chromosomen — ist solches in der linken Zelle sehr reichlich vorhanden. Leider war es nicht möglich, in diesem und ähnlichen Fällen eine sichere Bestimmung der Chromosomenzahl auszuführen. Es läßt sich nur Folgendes sagen: zu erwarten wären 18 Chromosomen, 9 vom Eikerderivat und 9 vom Spermakern. Nun scheint es aber, als ob diese Zahl manchmal nicht unerheblich überschritten würde. Vielleicht darf wenigstens vermutungsweise ausgesprochen werden, daß die Chromosomen des Spermakerns die einmal unterdrückte Teilung nachträglich vollziehen. Dann müßten sich in der zweiten Furchungsspindel 27 Chromosomen finden lassen, vorausgesetzt, daß die Normalchromosomenzahl der Geschlechtskerne 9 ist (BOVERI 3, p. 32). — Fig. 16 bedarf kaum einer weiteren Erklärung. Die Blastomere, deren Kern nur mütterliches Chromatin besitzt, hat sich geteilt; in der anderen sind die Tochterchromosomengruppen ziemlich weit auseinander gerückt. Hier scheint allerdings die Zahl der Chromosomen nicht über 18 in jeder Gruppe hinauszugehen. Vielleicht daß die unterdrückte Chromosomenteilung nicht in jedem Falle nachgeholt werden kann?

Nicht immer tritt der Spermakern schon im Zweizellenstadium in die Entwicklung ein. Es kommt vor, daß dies erst im Vierzellenstadium geschieht. Sein weiteres Verhalten ist dann dem

beschriebenen ganz analog. Wiederum ist es durch seine Lage zur Ebene der Furche bedingt, ob er für sich bleiben oder aber mit dem Eikerndervivat vereinigt werden wird. Aus dem in Fig. 17 abgebildeten Falle wird er wahrscheinlich nicht nur in das Vierzellenstadium übergehen, sondern auch dieses noch überdauern, da er voraussichtlich auch dann noch nicht in der Furchungsspindel liegen und mit dem Eikerndervivat in Berührung gekommen sein wird (Fig. 21). In der That hat BOVERI Fälle im Leben beobachtet, wo der Spermakern noch im Achtzellenstadium selbständig geblieben war (1, p. 66). — Wo dagegen der Spermakern beim Uebergang aus dem zweizelligen zum vierzelligen Stadium in die Furchungsspindel hineingezogen ist (Fig. 19 und 20), wird sein Chromatin aller Voraussicht nach bei der Vorbereitung zur folgenden Teilung in der Aequatorialplatte mit dem des Eikerndervivats vereinigt. Fig. 22 schließt sich etwa an Fig. 19 und 20 an: der Spermakern ist zwar noch ganz in eine der 4 Zellen übergetreten, allein er ist in offener Umwandlung begriffen; nicht nur hat er bedeutend an Umfang zugenommen, auch sein Chromatin ist schon stark aufgelockert, sodaß es bei der nächsten, bereits eingeleiteten Teilung zweifellos mit dem des Eikerndervivats auf die beiden entstehenden Zellen verteilt werden wird.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß in den Präparaten die ersten Stadien nach dem Eindringen des Spermatozoons selten sind. Wären solche Fälle, wie die in Fig. 1 und 3 abgebildeten häufiger, so würde es genügen, die am Spermakopf auftretende Strahlung als Beweis dafür anzuführen, daß die sich später am Eikern findende von jener her stammt, vorausgesetzt, daß sich auch der Weg, den sie von ihrem ersten Auftreten bis zum Eintreffen am Eikern zurücklegt, und ihr Verhalten auf demselben verfolgen ließe. Da dies jedoch nur teilweise gelingt, sei hier eine Beschreibung des Verlaufes dyspermer Befruchtung angeschlossen, zumal da diese auch sonst noch einiges bietet, was von Interesse ist.

## II. Dysperme Befruchtung.

Zwei Spermatozoen, die ungefähr gleichzeitig in das Ei eingedrungen sind, verhalten sich im allgemeinen ebenso wie das Spermatozoon der monospermen Befruchtung. Auch hier liegen die Spermakerne immer im Bereiche einer Strahlung, bald näher ihrem Mittelpunkte, bald ferner von ihm.



Von Bedeutung ist die Beziehung der Strahlungen zum Eikern. Nicht selten kommt es vor, daß an ihm 4 Strahlungen auftreten. Sie sind auf 2 zurückzuführen, die ungefähr gleichzeitig am Eikern eingetroffen sind. Fig. 23 und 24 machen das deutlich: in Fig. 23 sind die beiden Mutterstrahlungen in die unmittelbare Nähe des Eikerns gelangt; die eine zeigt schon eine geringe Abflachung; sie ist auf der zweiten Abbildung am einen Pol weiter fortgeschritten, am anderen sind die beiden Tochterstrahlungen bereits deutlich unterscheidbar. Im weiteren Verlaufe würden also 4 Strahlungen entstehen und sich etwa in der Weise um den Eikern gruppieren, wie es Fig. 25 zeigt.

Die beiden Spermakerne können in der verschiedensten Weise zwischen den 4 Polen ihren Platz finden. Kommt einer nahe genug an den Eikern heran, so wird er unter Umständen mit diesem vereinigt (Fig. 26 und 27). Der so entstandene Furchungskern unterscheidet sich in seinem Verhalten nicht von einem normalen. Fig. 37 und 38 zeigen, wie sein Chromatin ganz regulär geteilt wird. Daß beide Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen, ist nicht beobachtet worden. In den meisten Fällen bleiben beide Spermakerne selbständig. Dann ordnen sich die 4 Strahlungen so, daß 2 der Tochtercentrosomen zum Eikern in Beziehung treten, während die beiden anderen etwas entfernt im Protoplasma liegen. Sind also ursprünglich 2 Strahlungen  $a$  und  $b$  am Eikern vorhanden gewesen und hat sich  $a$  in  $a_1$  und  $a_2$ ,  $b$  in  $b_1$  und  $b_2$  geteilt, so nehmen nun z. B.  $a_1$  und  $b_1$  die Chromosomen des Eikerns zwischen sich,  $a_2$  und  $b_2$  bleiben dagegen unbeteiligt. Doch können auch 3 Pole zu dem Chromatin in Beziehung treten. Es wird das außer von der Lage der Centrosomen auch von der Menge des zur Verteilung gelangenden Chromatins abhängen (vgl. auch BOVERI 6, S. 8). In Fig. 22 ist das Chromatin des einen Spermakerns mit dem des Eikerns vereinigt worden. Die Chromosomen werden nun ganz unregelmäßig an 3 Pole verteilt und zwar so, daß die eine Hälfte derselben vollständig an den einen Pol gelangt, während die beiden anderen mit ungleichen Teilen der anderen Hälfte sich begnügen müssen. Die zuletzt erwähnten Pole stammen offenbar von demselben Centrosoma ab, da zwischen ihnen noch deutlich sichtbare Verbindungsfäden verlaufen. Dagegen scheint es nicht zur Bildung eines Astrosphärenquadrates zu kommen, wie dies bei Dyspermie gewöhnlich auftritt. Wenigstens sind Figuren von der Regelmäßigkeit, wie sie H. FOL und O. und R. HERTWIG gegeben haben, nicht gefunden worden (vergl. 8,



Tafel IV, Fig. 3a und 9, Tafel I, Fig. 6—8). Dementsprechend teilt sich auch das Ei nicht simultan in 4 Zellen, sondern nur in 2 (BOVERI 6, p. 17). Die Teilungsebene geht dabei durch die Aequatorialplatte des Eikerns, und es hängt von der Lage der Spermakerne ab, ob jede Blastomere außer dem Eikernderivat auch einen Spermakern erhält, oder ob beide Spermakerne in dieselbe Blastomere geraten, während die andere leer ausgeht. Des Näheren sei auf die Figg. 28, 29 und 30 verwiesen. Fig. 28 zeigt die typische Anordnung; Fig. 29 ein fortgeschrittenes Stadium, bei dem nur der Ort der Spermakerne ein anderer ist; in Fig. 30 endlich liegen beide Spermakerne nahe an der Aequatorialplatte des Eikerns. Tritt nun die Teilung ein, so wird im Falle der Fig. 28 und 29 jede Blastomere 1 Eikernderivat, 1 Spermakern und 2 Strahlungen erhalten. Diese letzteren müssen sich bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung verdoppeln: in jeder Blastomere erscheinen 4 Strahlungen. Nehmen 2 das Derivat des Eikerns, die beiden anderen den Spermakern zwischen sich, so ergibt sich das Bild, welches durch Kombination der Fig. 32a und b entsteht. Dieses Bild ist in zwei zerlegt worden, weil sich die gegen das Innere hin liegenden Strahlungen zum Teil zudecken würden. Fig. 33 zeigt im wesentlichen dasselbe wie Fig. 32, nur ist in der unteren Blastomere das Chromatin des Spermakerns mit dem des Eikerns vereinigt worden; infolgedessen sind hier 2 leere Strahlungen vorhanden. Auch hier läßt die große Zahl der Chromosomen — es sind sicher mehr als 18 an jedem Pol — wenigstens daran denken, daß sich die Chromosomen des Spermakerns gerade so oft geteilt haben wie die des Eikerns, so daß also bei dieser Kernteilung jeder Kern 18 vom Spermakern und 9 vom Eikern stammende Chromosomen enthielte. In der unteren Blastomere ist die Unterscheidung zwischen Eikernderivat und Spermakern noch möglich: bei ersterem sind die Gruppen der Tochterchromosomen schon weit auseinander gerückt; hinter ihm ist der Spermakern erheblich in der Entwicklung zurück. — Dächte man sich das Fig. 30 abgebildete Ei bis zur Furchung fortgeschritten, so würde jede Blastomere 2 Strahlungen und 1 Eikernderivat erhalten, die Spermakerne würden aber vermutlich beide in die untere Blastomere gelangen.

Nicht immer treffen die Strahlungen der beiden Spermatozoen gleichzeitig am Eikern ein. Dann bildet die, welche den Eikern infolge seiner günstigeren Lage zuerst erreicht, mit ihm eine karyokinetische Figur, zu der sich der zugehörige Spermakern in

derselben Weise verhält, wie es oben bei der monospermen Befruchtung erörtert worden ist. Die zweite Strahlung gelangt überhaupt nicht bis an den Eikern: sie teilt sich unterwegs und bildet eine Spindel, in die der zugehörige Spermakern jedoch erst spät hineingezogen zu werden scheint. Das Verhalten der beiden Strahlungen in solchen Fällen ergibt sich aus Fig. 34—37. Ob die Vereinigung des Chromatins der beiden Kerne in der nächsten Teilung erfolgt oder nicht, wird auch hier wieder von der Lage des Spermakerns zum Eikern abhängen. — Für die Furchung der Zelle ist die Verteilung der Kernsubstanz ausschlaggebend. Denn nur zwischen Polen, die eine Spindel zwischen sich haben, tritt eine Furche auf. Nun sind in diesen Eiern stets 2 Spindeln vorhanden, sodaß man erwarten könnte, es würden 2 Furchen zu gleicher Zeit auftreten. Das ist aber nach allem, was sich über das Verhalten der Spermakerne hat feststellen lassen, ausgeschlossen. Das Chromatin der Spermakernspindel ist in allen Fällen in der Entwicklung bedeutend hinter dem des Eikerns zurück (Fig. 35—37). Die Beziehung zwischen den Polen und dem Chromatin des isolierten Spermakerns, die für die Teilung unerlässlich ist, unterbleibt vorläufig. Erst dann, wenn sich der isolierte Spermakern aufgelöst hat, kann diese Beziehung hergestellt werden, und damit die Bedingung für das Auftreten einer Furche zwischen seinen Polen geschaffen werden. Zu einer simultanen Verteilung kann es also nicht kommen. Vielmehr wird die erste Furche durch die Äquatorialplatte des Eikerns, mag sich mit diesem ein Spermakern vereinigt haben oder nicht, hindurch gehen und das Ei in 2 Blastomeren zerteilen. Im Falle der Fig. 37 z. B. würde die erste Furchungsebene senkrecht durch die Spindel gehen, in der die Chromosomen des Eikerns mit denen des einen Spermakerns vereint liegen. Die Folge würde sein, daß die eine Zelle ein Centrosoma mit dem Derivat eines normalen Furchungskernes erhielte, die andere außerdem noch die Spermakernspindel. Ueber den weiteren Verlauf läßt sich nichts mit Sicherheit angeben.

Einen eigentümlichen Fall stellt Fig. 44 dar. Der Eikern befindet sich bereits in der Anaphase, die Chromosomen sind weit auseinandergerückt. Obgleich nun das Auftreten der Furche nicht mehr lange auf sich warten lassen kann, sind doch die Centrosomen offenbar erst vor kurzem mit ihrer Teilung fertig geworden. Am unteren Pol liegen sie noch ganz dicht zusammen, und auch am oberen haben sich die beiden Tochtercentrosomen noch nicht soweit voneinander entfernt, daß die zwischen ihnen verlaufenden

Fibrillen schon gestreckt wären. — Das Pendant hierzu in der monospermen Serie bildet der Fall Fig. 9. Der Eikern ist schon völlig aufgelöst, seine Chromosomen deutlich zu unterscheiden. Die Centrosomen dagegen sind erst auf dem Wege zur Oppositionsstellung, sie haben das Chromatin des Eikerns noch nicht in ihre Mitte genommen. — Mit dem normalen Verhalten verglichen, macht sich in beiden Fällen eine auffallende Beschleunigung der Metamorphose des Eikerns geltend: ohne daß die Centrosomen ihre endgiltige Stellung eingenommen haben, beginnt jener sich umzuwandeln. — An Fig. 44 ist auch zu sehen, wie die Chromatinverteilung zwischen mehreren Polen zustande kommen kann. Denkt man sich nämlich die beiden oberen Strahlungen noch näher aneinander gerückt, so würden sich die Fibrillen der bauchigen Spindel zwischen ihnen noch weiter nach unten, der Stelle zu, wo früher die Aequatorialplatte lag, ausbuchten. Dabei kommen sie mit den Chromosomen in Berührung und heften sich an ihnen fest. Wenn die Fibrillen dann selbständig werden und sich strecken, so liegen die Chromosomen derselben Seite teils im Bereiche der einen, teils in dem der anderen Strahlungen, wie es die Figur zeigt.

### III. Besondere Fälle.

Eine Reihe von Abbildungen zeigt Eier mit mehreren Eikernen (Fig. 1, 26, 38—40). Wie diese Kerne aus dem ursprünglichen Eikern hervorgegangen sind, darüber geben die Präparate keinerlei Aufschluß. Sie liegen manchmal weit auseinander (Fig. 26, 39), öfters zu Gruppen vereinigt (Fig. 1, 38). Den Strahlungen gegenüber verhalten sie sich genau so wie der normale Eikern. So zeigt Fig. 42 2 karyokinetische Figuren im ungefurchten Ei, jede mit einem Spermakern. Das Zustandekommen dieser Kombination erklärt sich durch die Annahme, daß 2 Eikerne vorhanden waren, auf deren jeden die Strahlung je eines der beiden eingedrungenen Spermatozoen traf. Denkt man sich in Fig. 39 den dritten Spermakern mit seiner Strahlung weg, so entsteht ein Bild, aus dem Fig. 42 direkt ableitbar ist. Man nehme nur an, daß sich jedes der beiden Centrosomen teilt und das Eikernerivat, an dem es liegt, zwischen seine Tochtercentrosomen nimmt. Es wären dann je 2 Pole mit einem Eikernderivat und einem Spermakern vorhanden, wie Fig. 42 zeigt. Fig. 43 giebt ein etwas fortgeschrittenes Stadium. Wenn es aus einer der vorigen



ähnlichen Kombination hervorgegangen ist, so muß die Anzahl der Chromosomen, die an je 2, bei derselben Spindel beteiligt gewesen Polen liegen, gleich sein. Das ist nach der Abbildung scheinbar nicht der Fall. Allein die Chromosomen sind, wenn sie Bläschenform angenommen haben, sehr schwer zu sehen; sie konnten daher nicht alle eingezeichnet werden. Man wird sich aber die fehlenden so ergänzen dürfen, daß die angegebene Bedingung erfüllt wird. Will man das nicht, so müßte man das Bild als aus einem Astrosphärenquadrat hervorgegangen betrachten. Da aber das Vorkommen eines solchen am Eikern sonst nicht konstatiert werden konnte und die Ableitung der Fig. 43 aus Fig. 42 nichts Gewaltsames hat, möchte diese vorzuziehen sein. — Ziemlich eng gehören wohl auch Fig. 38 und 41 zusammen. Angenommen, die beiden größeren Kerne in Fig. 38 würden von 2 Tochterstrahlungen verschiedener Abstammung in die Mitte genommen; die beiden kleineren Kerne gerieten dagegen zwischen je 2 Schwesterstrahlungen, so würde eine ähnliche Chromatinverteilung zustande kommen, wie sie in Fig. 41 abgebildet ist. — Auffallend ist auch die verschiedene Größe der Kerne, so besonders in Fig. 26 und 40.

R. HERTWIG (10, p. 54) hat eine Erscheinung beschrieben, die eine gewisse Parallele zu der obigen bildet. Er fand bei Seeigeleiern, die 5 Stunden nach 3stündiger Strychninbehandlung abgetötet worden waren, zahlreiche homogene achromatische Kugeln von verschiedener Größe, denen Chromosomen angeklebt waren, den kleineren nur ein Chromosom, den größeren deren mehrere (vgl. R. HERTWIG's Fig. 57 und 58). Diese Kugeln konnten zu einer oder zwei Gruppen zusammengedrängt sein (HERTWIG's Fig. 58) und HERTWIG nimmt an, daß aus ihnen 1, 2 oder wenige achromatische Kugeln hervorgegangen sein könnten, in denen Chromosomen eingebettet sind (HERTWIG's Fig. 59 und 60). An einer anderen Stelle (10, p. 56) berichtet der Forscher, daß er die gleichen Umwandlungen, die durch Strychnisierung erzielt wurden, auch bei Eiern fand, die lange im Wasser gelegen hatten. Ein *Sphärechinus granularis* hatte während des Transportes abgelaicht, und an diesen Eiern fanden sich dieselben Veränderungen, die an solchen beobachtet worden waren, welche 30 Minuten mit Strychnin behandelt und nach 50 Minuten abgetötet worden waren. Vergleicht man damit die oben mitgeteilten Befunde, so liegt es nahe, die Mehrkernigkeit hier auf ähnliche Ursachen wie dort zurückzuführen. Die Eier hatten 14 Stunden in nicht erneutem



Seewasser gelegen. Nun wäre allerdings nach der Berechnung HARTWIG's eine viel längere Zeit nötig, um Veränderungen an den Eiern hervorzurufen. Allein es ist zu berücksichtigen, daß hier die verschiedensten Zufälligkeiten eine Rolle spielen können. Es sei nur auf Folgendes hingewiesen: Verdunstung und dadurch bewirkte größere Konzentration des Seewassers würde den Prozeß beschleunigen; frühes Abkriechen, wie es im HARTWIG'schen Fall wahrscheinlich ist (10. p. 56), würde offenbar eine Verzögerung bedingen. Es ist daher immerhin möglich, daß die HARTWIG'schen Befunde einen Weg weisen, auf dem man zur Erklärung der Mehrkernigkeit der oben beschriebenen Eier gelangen könnte. Freilich wich der Zustand, in dem sich die Kerne des vorliegenden Falles befanden, wesentlich von dem der HARTWIG'schen ab. Erstere unterschieden sich in nichts außer in ihrer Größe von dem einfach geklübberten Eikern desselben Stadiums: von Chromosomen war nichts in ihnen zu sehen.

### Allgemeiner Teil.

Was immer an Strahlungen bei den beschriebenen Vorgängen zu sehen ist, muß auf Spermacentrosomen zurückgeführt werden. Wenn die Präparate bei monospermer Befruchtung einen Zweifel hierüber überhaupt zuließen, so ist er durch das Verhalten der Centrosomen bei Dyspermie völlig ausgeschlossen. Wo sollten die beiden Doppelstrahlungen herkommen, wenn nicht von den Centrosomen der beiden eingedrungenen Spermatozoen? Und wenn sich bei Trispermie (Fig. 32) 3 und bei Polyspermie überhaupt immer eine der Anzahl der eingedrungenen Spermatozoen proportionale Zahl von Strahlungen nachweisen läßt, so dürfte es kaum angängig sein, nach einer anderen Ursache für ihre Herkunft zu suchen. Es muß also auch als sicher angesehen werden, daß die Strahlungen in den monosperm befruchteten Eiern vom Spermacentrosoma herkommen. Als Bestätigung mag der Umstand gelten, daß sich in den seltenen Stadien unmittelbar nach dem Eindringen des Spermatozoons an diesem die entstehende, noch schwach ausgebildete Strahlung nachweisen ließ.

Es kann freilich auffallend erscheinen, daß sich zwischen dem Verhalten des Spermakerns und des Spermacentrosoms eine Diskrepanz ergibt, obgleich doch beide denselben Bedingungen unter-

worfen waren. Ohne an dieser Stelle auf eine Erklärung des Verhaltens des Spermakerns einzugehen, sei nur darauf hingewiesen, daß die Widerstandskraft des Centrosoms gegen chemische Einflüsse bedeutend sein muß. Das hat sich auch sonst gezeigt. O. und R. HERRWIG (9, p. 85 f.) haben befruchtete Seeigelleier mit 0,05-proz. Chininlösung behandelt und in verschiedenen Stadien abgetötet. Dabei ergab sich folgendes: hatte der Furchungskern schon die Form der Spindel angenommen, wenn er der Chininbehandlung unterworfen wurde, so ging er in einen Haufen von Bläschen über, die dann untereinander zu einem einheitlichen Kern verschmolzen, der wesentlich größer war als der Furchungskern. Wenn sich die Eizelle nach einiger Zeit erholt hatte, so begann auch die unterbrochene Kernteilung wieder; nur entstanden jetzt an 4 ungefähr gleich weit voneinander entfernten Punkten an der Oberfläche Strahlungen und im weiteren Verlaufe 4 Spindeln (9, p. 152 und Tafel III, Fig. 1—5). Dies wird so gedeutet, daß durch die Chininbehandlung die Karyokinese gestört werde, während sich die Substanzaufnahme seitens des Kernes ungehindert vollzieht. Für die hier in Betracht kommende Frage ist es von Wichtigkeit, daß die Strahlungen in doppelter Anzahl wieder erscheinen. Die Behandlung mit Chinin hatte offenbar im Verhalten der Centrosomen keine Aenderung hervorgerufen. Sie hatten sich ganz unabhängig von Kern- und Zellteilung verdoppelt und keinerlei Einbuße in ihrer Teilungsfähigkeit erlitten, während Protoplasma sowohl wie Kern von ihrem normalen Verhalten abwichen (vgl. hierzu BOVERI 2, p. 187 und 6, p. 11). Es sei im Anschluß hieran wenigstens die Vermutung ausgesprochen, auch die bei Choralbehandlung befruchteter Eier auftretenden Strahlungsfiguren möchten sich im allgemeinen ähnlich erklären lassen. O. und R. HERRWIG unterscheiden solche Strahlungen, die sich im Anschluß an die Kernpole entwickelt haben und solche, die scheinbar unabhängig vom Kern frei im Protoplasma liegen (9, S. 57). „Der Spermakern hat z. B. anfänglich nur 2 Strahlungen; dann findet man zweistrahlige Kerne, in deren Umkreis ferner noch eine Protoplasmastrahlung liegt, weiterhin dreistrahlige Kerne mit einer im Protoplasma liegenden vierten Strahlung (Tafel III, Fig. 19), endlich vierstrahlige Kerne“ (9, p. 58). Alle diese Strahlungen dürften sich unter den Gesichtspunkt bringen lassen, daß sie aus der Teilung der beiden ursprünglichen Centrosomen hervorgegangen sind. Diese muß durchaus nicht gleichen Schritt bei beiden halten: das eine Centrosom kann noch ganz einfach er-

scheinen, während sich das andere schon geteilt hat (vgl. Fig. 27 und 43). Auch die beschriebene Loslösung einer Strahlung von dem zugehörigen Kern ist durchaus nichts Ungewöhnliches; es kommt vor, daß Strahlungen weitab von ihrem Kern im Protoplasma liegen, ja daß sie überhaupt nicht zu ihm in Beziehung treten. So hat BOVERI von einem Fall berichtet, wo die gesamte Kernsubstanz in die eine Tochterzelle gelangt, während die andere nichts als ein Centrosom erhielt (6, p. 1, vgl. auch S. 8, Fig. 1; ferner Fig. 33 dieser Schrift). — Nach alledem lassen sich vielleicht jene von den Brüdern HERTWIG beschriebenen zwei-, drei- und vierstrahligen Figuren als verschiedene Momente des Teilungsprozesses der Centrosomen ansprechen. MORGAN (15, p. 522) hat zwar gemeint, diese multipolaren Figuren könnten auf künstliche Strahlungen zurückgeführt werden, die dann im weiteren Verlauf an der Entwicklung teilgenommen hätten. Allein das Verhalten der Centrosomen gegen Kalilauge läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß die dabei gezeigte Widerstandsfähigkeit auch anderen Chemikalien gegenüber vorhält, daß also die oben versuchte Erklärung mehr für sich hat als die von MORGAN vermutungsweise ausgesprochene. Ueberhaupt dürfte es richtig sein, Strahlungen in befruchteten Eiern zunächst immer als Abkömmlinge der Spermocentrosomen zu betrachten. Denn die bisher bekannt gewordenen Versuche, die diesen Punkt berühren, scheinen dafür zu sprechen, daß die anderen Zellteilungsorgane in ihren Funktionen weit leichter alteriert werden können als gerade die Centrosomen. Insbesondere gelingt es verhältnismäßig leicht, Furchungen und Kernteilungen zu unterdrücken, ohne daß dabei auch die Teilungsfähigkeit der Centrosomen eine Einbuße erlitte, womit das Entstehen multipolarer Figuren unmittelbar gegeben ist (vgl. BOVERI 6, p. 46 f.). Erst wenn es nicht mehr möglich ist, Strahlungen auf Spermacentrosomen zurückzuführen, wird es angängig sein, auf Ovocentren und, wenn auch diese versagen, auf artifizielle Strahlungen zurückzugreifen. Für die ganze Frage aber wäre es von Wichtigkeit, festzustellen, wie sich Ovocentren und künstliche Strahlungen verhalten, wenn sie mit Spermacentrosomen in direkte Konkurrenz zu treten gezwungen würden. Ein erster Versuch in dieser Richtung ist von MORGAN (14) gemacht worden. Doch läßt sich aus dem, was er mitteilt, zu diesem Punkte nicht viel entnehmen.

Kann es mithin nicht auffallen, daß das Centrosoma des Spermatozoons trotz der Kalilaugenbehandlung aktionsfähig bleibt,

so ist nichts vorhanden, was seiner normalen Wirkungsweise entgegenstünde. Eiprotoplasma wie Eikern sind seinem Einfluß durchaus zugänglich. So sehen wir denn auch, wie das Centrosoma eine Thätigkeit entfaltet, die in nichts von der abzuweichen scheint, die zu erwarten war: es tritt an den Eikern heran, teilt sich, die Schwestercentrosomen stellen sich einander gegenüber, es entsteht eine karyokinetische Figur, die sich nur dadurch von der gewöhnlichen unterscheidet, daß ihre Äquatorialplatte einzig aus mütterlichen Chromosomen gebildet wird. Es ist ganz offenbar, daß mit der Einführung des teilungsfähigen Spermacentrosomas die einzige Bedingung erfüllt ist, die dem Ei zur Furchung noch fehlte. Das geteilte Centrosoma liefert die beiden Pole, die für den normalen Ablauf der Furchung nötig sind. Der passive Spermakern bildet hierfür kein Hindernis, und auch das scheint von keiner Bedeutung zu sein, ob er früher oder später mit einem Abkömmling des Eikerns vereinigt wird.

Haben wir also unter Befruchtung diejenige gegenseitige Ergänzung von Ei- und Samenzelle zu verstehen, durch welche die Teilungsfähigkeit der ersten Embryonalzelle und ihrer Abkömmlinge hergestellt wird (4, p. 416), so muß dem BOYER'schen Experiment die Bedeutung zukommen, die sein Urheber ihm beigelegt hat. Das Befruchtende am Spermatozoon ist das Centrosoma, der Spermakern dagegen könnte im Ei fehlen, ohne daß dadurch der normale Ablauf seiner Entwicklung irgendwie gestört würde (4, p. 428 f.).

Worin besteht nun der eigentliche Unterschied zwischen der beschriebenen und der normalen Entwicklung? Im normalen Verlauf der Befruchtung verschmelzen Ei- und Samenzelle, ihr Chromatin macht gemeinsam seine Umwandlung durch, es wird gemeinsam und zu gleichen Teilen auf die entstehenden Blastomeren verteilt. Hier aber kommt der Spermakern oft überhaupt nicht so weit, daß er mit dem Eikern verschmelzen könnte: er bleibt weitab von ihm liegen. Aber selbst wenn er in die Nähe des Eikerns gelangt, metamorphosiert er sich nicht und wird von der Karyokinese ausgeschlossen. Dies ist offenbar der springende Punkt: der Spermakern nimmt keinen Anteil an der Karyokinese der Embryonalzelle. Worin kann das seinen Grund haben?

Wir gehen von der Betrachtung derjenigen Fälle aus, wo der Spermakern in der Nähe des Eikerns liegt. Warum vollzieht sich die Verschmelzung der beiden Kerne nicht? Und ist das Unter-



bleiben derselben der Grund für den Ausschluß des Spermakerns von der Karyokinese? Man kann daran denken, daß der Spermakern verspätet am Eikern eingetroffen und deshalb von der Vereinigung mit ihm ausgeschlossen worden sei. Es ist in der That auch sonst für *Echinus microtuberculatus* beobachtet worden, daß die Geschlechtskerne getrennt bleiben. So hat BOYER bei Eiern, die unter völlig normalen Verhältnissen besamt worden waren, stets einen geringen Prozentsatz gefunden, bei dem sich die beiden Geschlechtskerne selbständig umwandelten, ohne miteinander in Berührung zu treten (3, p. 33 f. und 54 f., Tafel III, Fig. 54 und 55). Allein diese Kerne verhielten sich im weiteren Verlauf nicht anders als ein normaler Furchungskern: es ging eine Aequatorialplatte aus ihnen hervor, und es ist nicht einzusehen, warum die weitere Entwicklung von der gewöhnlichen hätte abweichen sollen. Offenbar ist zwischen dieser Modalität und dem normalen Vorgang kein prinzipieller Unterschied. Sie beruht auf einer durch irgend welche Zufälligkeiten eingetretenen Verzögerung des Zusammentreffens der beiden Kerne: sie hatten den Zeitpunkt versäumt, in dem ihre Verschmelzung erfolgt wäre, daher blieben sie dauernd getrennt. Für den weiteren Verlauf der Entwicklung jedoch war dieses Verhalten von keiner Bedeutung.

Zweifellos kommt es nun auch in unserem Falle zu einer Verzögerung des Zusammentreffens von Ei- und Spermakern. In deren Folge unterbleibt die Verschmelzung. Aber dieser Umstand erweist sich hier von ebenso geringer Bedeutung wie bei dem normalen Eikern: auch hier kann der Spermakern trotz unterbliebener Verschmelzung unter Umständen noch in die erste Furchungsspindel hineingezogen und sein Chromatin metamorphosiert werden. Thatsächlich ist die BOYER'sche Figur 54, auf die oben verwiesen wurde, einer Serie „partiell“ befruchteter Eier entnommen, und es kann kaum zweifelhaft sein, daß die Chromosomen des schon in Auflösung begriffenen Spermakerns in der Aequatorialplatte mit denen des Eikerns vereinigt werden würden. Die Verzögerung an sich modifiziert auch hier den Ablauf des Befruchtungsprozesses nicht wesentlich: sie verhindert zwar die Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne; das bildet aber kein Hindernis dafür, daß sich ihr Chromatin selbständig metamorphosiert und dann zu regulärer Verteilung gelangt. Es genügt offenbar, daß der Spermakern in die Nähe des Eikerns kommt, um den normalen Verlauf der Befruchtung herbeizuführen.

Daß es wirklich die Nähe des Eikerns ist, die auf den Sperma-

kern einen so bedeutenden Einfluß ausübt, geht aus folgender Betrachtung hervor: Bei Spermakernen, die keinerlei chemische Behandlung durchgemacht haben, läuft der karyokinetische Prozeß langsamer ab, wenn sie für sich bleiben und nicht mit dem Eikern in Berührung kommen. Es sei zum Beweise hierfür auf die Abbildungen verwiesen, die O. und R. HERTWIG auf Tafel I, Fig. 17 und 18 geben. In beiden Fällen sind 3 Spermatozoen in das Ei gedrungen; in Fig. 17 sind alle 3 Spermakerne für sich geblieben, in Fig. 18 ist einer mit dem Eikern verschmolzen. Es ist nun auffällig, zu sehen, daß das Chromatin sämtlicher Spermaspindeln im Vergleich zu dem des Eikerns weit zurück ist. Und nicht nur im Vergleich zu dem des Eikerns: da, wo ein Spermakern mit dem Eikern in Berührung gekommen ist, wird dessen Chromatin zwar dieselbe Beschleunigung erteilt wie dem des Eikerns, die selbständigen Spermakerne dagegen bleiben auch hier zurück. Man wird hieraus den Schluß ziehen können, daß dieses Zurückbleiben nicht sowohl durch eine Abnormität bedingt ist, die im Spermakern selbst liegt, als vielmehr darin, daß gewisse Umstände ausbleiben, die der Entfaltung seines Chromatins günstig sind: die fehlende Berührung mit dem Eikern verursacht jenes Zurückbleiben. Und man darf noch einen Schritt weitergehen und sagen, daß hier wiederum in der Eikernflüssigkeit das ausschlaggebende Moment zu suchen ist. Sie ist es, die dem Chromatin des Spermakerns zur rascheren Entfaltung verhilft. Gelangt also der Spermakern nur so nahe an den Eikern heran, daß er an dessen Kernsaft Anteil erhält, so wird sein Chromatin regulär verteilt, auch wenn eine Verschmelzung der beiden Kerne nicht stattgefunden hat.

Eine wertvolle Bestätigung erhält diese Auffassung durch eine mir gemachte, persönliche Mitteilung Professor BOVERI's: der karyokinetische Prozeß in Eibruchstücken, die nichts vom Eikern, wohl aber einen Spermakern enthielten, zeigte gleichfalls eine auffällige Verzögerung. Hier liegen die Verhältnisse fast noch klarer als in dem HERTWIG'schen Falle. Denn während die Eier bei den HERTWIG'schen Versuchen 15 Minuten in 0,25-proz. Nikotinlösung gelegen hatten, sind hier sowohl Spermatozoon wie Protoplasma des Eibruchstückes chemisch durchaus unbeeinflusst geblieben. Man wird auch hier den Grund dafür, daß der karyokinetische Prozeß bei reinen Spermakernspindeln langsamer verläuft als bei Ei- und Furchungskernspindeln, darin suchen dürfen, daß bei jenen der beschleunigende Einfluß der Eikernflüssigkeit in Wegfall kommt.

Die eben beschriebenen Erscheinungen haben ihr Analogon in den Fällen von Dyspermie, wo es zur Bildung einer gesonderten Spermakernspindel kommt (Fig. 35 — 37). Der karyokinetische Prozeß ist da, wo der Eikern an ihm teilnimmt, immer weit vor dem des selbständigen Spermakerns voraus. Allein es ist doch ein höchst bemerkenswerter Unterschied vorhanden. Man ziehe einmal die Figg. 32a und b und 33 mit in die Betrachtung! Die Eikernderivate sind hier offenbar zum zweiten Male in die Karyokinese eingetreten. Die Spermakerne dagegen erleiden die erste Umwandlung. In Fig. 32a und b sind alle 4 Kerne etwa im gleichen Zustand, so daß es kaum zu entscheiden ist, welches die Eikernderivate und welches die Spermakerne sind. In diesem Falle sind die Spermakerne also um eine ganze Karyokinese hinter den Abkömmlingen des Eikerns zurück! In Fig. 33 vollends ist der Unterschied noch größer, wenn man die untere Blastomere ins Auge faßt: das Derivat des Eikerns befindet sich schon wieder in der Anaphase, der Spermakern aber hat noch nicht einmal eine Äquatorialplatte gebildet. Eine so bedeutende Verzögerung kann nicht einzig und allein darin begründet sein, daß jenen Spermakernen der beschleunigende Einfluß der Eikernefflüssigkeit nicht zu gute gekommen ist. Hier muß ein Faktor mitgewirkt haben, der in den Spermakernen selbst liegt. Man wird angesichts dieser Thatsachen zu der Meinung kommen, daß die Spermakerne selbst eine Veränderung erfahren haben, die sie noch schwerfälliger macht, als sie normalerweise sind. Es läßt sich kaum umgehen, eine Art Lähmung derselben anzunehmen, die je nach der Einwirkung der Kalilauge länger oder kürzer anhält.

Durch diese Annahme wird es nun auch verständlich, daß der Spermakern bei monospermer Befruchtung unter Umständen so außerordentlich lange von der Karyokinese ausgeschlossen bleibt, trotzdem seiner Lage nach zu erwarten wäre, daß sein Chromatin mit dem des Eikerns vereinigt würde. So sehen wir ihn in Fig. 12, 13, 19 und 20 mitten in der Furchungsspindel liegen, und doch metamorphosiert er sich nicht, gelangt vielmehr ungeteilt in eine der entstehenden Blastomeren. Hier ist eben ein Hindernis vorhanden, das durch den Eikern bzw. dessen Kernsaft nicht gehoben werden kann. Wir werden es in einer „Lähmung“ des Spermachromatins zu erblicken haben. Und diese Lähmung scheint in einzelnen Fällen besonders hochgradig gewesen zu sein. Denn wenn man Spermakerne, wie die in Fig. 18 und 21 abgebildeten, betrachtet, so ist an ihnen ein äußerst geringer Unterschied gegen-



über so frühen Stadien zu bemerken, wie sie etwa Fig. 5 und 6 darstellen. Die Zeit, welche zur Ausbildung der beiden ersten Furchen nötig ist, hat nicht genügt, um den Spermakern seine Betäubung überwinden zu lassen.

Neben dieser durch den größeren oder geringeren Grad der chemischen Beeinflussung bedingten Lähmung des Spermakerns wird aber noch ein anderes Moment zu dem anormalen Verlauf des Befruchtungsvorganges beigetragen haben. Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß die Eier selbst Erscheinungen zeigen, die auf eine nicht geringe Veränderung derselben hindeuten. Einmal ist es die oft hochgradige Polyspermie, die einen abnormen Zustand der Eier voraussetzt; dann aber läßt die beschriebene Mehrkernigkeit vermuten, daß die Eier vor der Besamung erhebliche Wandlungen durchgemacht haben. Was die Polyspermie betrifft, so kann gesagt werden, daß weitaus der größte Teil der Eier mehrfach befruchtet war. Unter 518 Eiern, die daraufhin untersucht wurden, fanden sich nur 136, d. i. 26,25 Proz., monosperme. Ueber den Grund der Entstehung mehrerer Eikerne ist eine Vermutung bereits ausgesprochen worden. Mag dieselbe zutreffen oder nicht, jedenfalls weisen beide Erscheinungen darauf hin, daß der Zustand der Eier im Augenblick der Besamung von dem gewöhnlichen abwich. Wenn sich nun auch nicht mit Sicherheit sagen läßt, wodurch die Veränderung der Eier hervorgerufen ist, so kann doch die Art, wie sie auf den Verlauf der Karyokinese eingewirkt haben könnte, mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit bestimmt werden. Eine Handhabe dazu bieten Fig. 9 und 44. An beiden Bildern muß es auffallen, wie weit der Kern vor den Centrosomen voraus ist. Während jener bereits in seiner Metamorphose weit fortgeschritten ist, sind die Centrosomen mit ihrer Teilung und Bewegung noch erheblich im Rückstande: ihre Stellung entspricht durchaus nicht der, die man nach dem Zustande des Chromatins erwarten sollte. Man vergleiche damit das Verhalten normaler Eier: wenn bei Dyspermie 2 Centrosomen gleichzeitig an das Ei gelangen, so entsteht ein Astrosphärenquadrat; die Centrosomen teilen sich zunächst, und erst wenn sie an den 4 Ecken des Quadrates angekommen sind, bildet sich der Furchungskern zur Äquatorialplatte um, an der nun jeder der Pole seinen Anteil erhält (9, Tafel I, Fig. 6—8). Hier aber ist die Chromatinverteilung schon vollendet, während sich die Schwestercentrosomen erst wenig voneinander entfernt haben. Es ist ersichtlich, daß der Eikern im Augenblick des Eintreffens der Centrosomen schon



derartig zur Teilung vorbereitet gewesen sein muß, daß sie sofort beginnen und ablaufen konnte. Ganz ähnliche Betrachtungen lassen sich für Fig. 9 durchführen: dem normalen Verhalten hätte es entsprochen, wenn das Chromatin des Eikerns mitten zwischen den Polen läge, und diese selbst etwa so weit voneinander abgerückt wären, wie es in Fig. 28 geschehen ist. Auch hier schickt sich der Eikern auffallend früh zur Teilung an. Man wird diese Erscheinung als Ueberreife der Eier bezeichnen dürfen und in ihr ein zweites Moment zu erblicken haben, das zu dem abnormen Verlauf des Befruchtungsvorganges beigetragen hat. Denn es ist klar, daß dem Spermakern um so weniger Zeit zur Metamorphose bleibt, je weiter sich der Eikern umgewandelt hat. Ist dieser beim Eintreffen des Spermakerns schon weit vorgeschritten, so kann der Spermakern dadurch recht wohl von der Karyokinese ausgeschlossen werden. So scheint es dem lang ausgezogenen Spermakern in Fig. 44 in der That ergangen zu sein. Es macht ganz den Eindruck, als ob er, an sich zwar zur Metamorphose bereit, infolge des schnellen Verlaufes der Umwandlung des Eikerns nicht mehr mitgekommen wäre.

Man wird in der großen Bereitschaft des Eikerns zur Teilung vielleicht die Erklärung dafür finden dürfen, daß es so wenigen Spermakernen gelingt, in die erste Furchungsspindel einbezogen zu werden. Unter 136 monosperm befruchteten Eiern war es bei nur 15, d. i. etwa 11 Proz., sicher, daß das Chromatin des Spermakerns durch die Furchungsspindel auf die beiden ersten Blastomeren gleichmäßig verteilt wurde. Allein die extremen Fälle, wo der Spermakern auch das Zwei- und Vierzellenstadium überdauert, sind durch dieses Moment allein unmöglich erklärbar.

Es sei hier die Besprechung der auffallenden Erscheinung angeschlossen, daß die Blastomere, in der sich der Spermakern befindet, fast inmer etwas in der Entwicklung hinter denen zurück ist, die nur Eikernderivate enthalten.

In Fig. 14 sehen wir in der linken Blastomere Eikernderivat und Spermakern im Ruhezustand dicht nebeneinander liegen, während in der rechten Zelle die neue Teilung bereits in vollem Gange ist. Ähnlich ist es in Fig. 16: die untere Blastomere hat sich schon wieder geteilt; die obere dagegen, in der Eikernderivat und Spermakern vereinigt worden sind, ist noch weit zurück. Beide Male ist also die Blastomere, die nur chromatische Substanz vom Eikern besitzt, vor der anderen voraus. Vielleicht erfordert die Vereinigung der beiden Kerne eine gewisse Zeit, so daß sich

die Zelle, in der keine Kernverschmelzung vor sich geht, infolgedessen schneller teilen kann. Doch wäre damit keine genügende Erklärung für die Verzögerung gegeben. Denn auch da, wo keine Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikerderivat eintritt, ist die Zelle mit Spermakern hinter der anderen zurück (Fig. 17 bis 20). Mag sein, daß ein gewisser zeitlicher Spielraum vorhanden ist, während dessen der Eikern oder sein Derivat auf die Vereinigung mit dem Spermakern warten kann. Ist diese Zeit verstrichen, ohne daß die Vereinigung stattgefunden hat, so müßte sich der Eikern oder sein Derivat allein teilen. Da für die Blastomere ohne Spermakern kein Grund zum Warten vorhanden wäre, so würde der Teilungsprozeß in ihr naturgemäß früher beginnen, sie würde ihrer Schwesterzelle einen Vorsprung abgewinnen.

Einer anderen Möglichkeit soll wenigstens gedacht werden. Wenn in der Blastomere mit Spermakern der Teilungsvorgang regelmäßig hinter dem der Blastomere ohne Spermakern zurückbleibt, so könnte man dies auch so deuten, als ob die größere Menge Chromatin in der einen Zelle eine Verlangsamung der Karyokinese selbst herbeiführte. An sich sind die beiden Kerne, die aus der ersten Teilung hervorgehen, völlig gleichwertig: jeder ist ein Derivat des Eikerns, und es ließe sich erwarten, daß sie sich auch gleichartig verhalten, also im selben Rhythmus teilen würden. Trotzdem bleibt die Zelle mit dem Spermakern stets hinter der anderen zurück: sie hat bei gleich großen vorhandenen Kräften eine größere Masse zu bewegen, infolgedessen vollziehen sich die Bewegungen langsamer. Der Unterschied zwischen dieser und der vorher angedeuteten Auffassung würde in folgendem liegen: bei der letzteren handelt es sich um eine Verzögerung des Beginns, bei ersterer um eine Verlangsamung des Verlaufes der Karyokinese in der Zelle, in welcher der Spermakern liegt.

Eine kurze Bemerkung verdient auch eine Erscheinung, die schon durch die Regelmäßigkeit, mit der sie auftritt, Beachtung heischt. In allen beschriebenen Fällen bewegt sich das Centrosoma viel weiter von seinem Spermakern fort, als dies sonst vorkommt. Nimmt man an, daß der Spermakern durch sein Centrosoma gegen den Eikern hin bewegt wird, so würde die Erscheinung vielleicht so zu deuten sein, daß der Zusammenhang zwischen Centrosoma und Spermakern durch die chemische Behandlung gelockert worden ist. Will man aber dem Spermakern eine Eigenbewegung zuschreiben, so würde sich das Zurückbleiben desselben aus der nämlichen Ursache herleiten lassen, die sich

auch sonst für die Erklärung dieser Vorgänge dienlich erwiesen hat: der Spermakern würde durch seine Lähmung gehindert worden sein, mit dem vorausseilenden Centrosoma gleichen Schritt zu halten. Natürlich ist damit nicht ausgeschlossen, daß neben der Eigenbewegung des Spermakerns auch Bewegungsvorgänge an diesem sich abspielen, die durch die Centrosomen bedingt sind.

Was sich zur Erklärung des Unterschiedes zwischen dem hier beschriebenen und dem normalen Verlauf des Befruchtungsvorganges im Ei von *Echinus microtuberculatus* hat sagen lassen, trägt zum guten Teil den Charakter von Vermutungen. Es liegt dies einerseits daran, daß unsere Kenntnisse über die hier in Betracht kommenden normalen Verhältnisse in wesentlichen Punkten mangelhaft sind, andererseits aber müßte das Experiment unter verschiedenen Modifikationen angestellt werden, um über die treibenden Kräfte größere Gewißheit zu gewinnen. Einstweilen muß es daher dabei bleiben, die möglicherweise beteiligten Faktoren zu nennen und ihr gegenseitiges Verhältnis abzuschätzen. Zwei Umstände sind es im wesentlichen, aus denen die Abnormität des beschriebenen Vorganges abzuleiten versucht worden ist: 1) aus dem eigentümlichen Zustande der Eier, der als Ueberreife bezeichnet wurde und der sich in der großen Bereitschaft des Eikerns zeigte, in die Karyokinese einzutreten, und 2) aus dem Verhalten des Spermakerns, das sich am anschaulichsten als Lähmung desselben betrachten ließ. Dem zuletzt genannten Faktor scheint die größere Bedeutung zuzukommen. Denn die Ueberreife der Eier allein würde nicht ausreichen, um den Vorgang zu erklären, während man ohne sie, nur mit der Annahme eines in seinen Funktionen gehinderten Spermakerns auskommen kann. Vielleicht darf daher dem zuerst genannten Faktor eine mehr accessorische Bedeutung beigelegt werden.

### Litteraturverzeichnis.

---

- 1) BOVERI, TH., Ueber partielle Befruchtung. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie u. Physiologie in München, Bd. IV, Heft 2, 1888.
  - 2) — Zellenstudien, Heft 2, Jena 1888.
  - 3) — Zellenstudien, Heft 3, Jena 1890.
  - 4) — Befruchtung. MERKEL und BONNET's Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. I, Wiesbaden 1892.
  - 5) — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, Würzburg 1895.
  - 6) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitzungsberichte der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg, 1896.
  - 7) — Zellenstudien, Heft 4, Jena 1900.
  - 8) FOL, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux, Genève-Bâle-Lyon 1879.
  - 9) HERTWIG, OSCAR und RICHARD, Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, Jena 1887.
  - 10) — RICHARD, Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies, Leipzig 1896.
  - 11) LOEB, J., On the Nature of the Process of Fertilization and the Artificial Production of Normal Larvae (Plutei) from the Unfertilized Eggs of the Sea-Urchin. Repr. from the Am. Journ. of Physiology, Vol. III, No. 3, Oct. 2, 1899.
  - 12) — On the Artificial Production of Normal Larvae from the Unfertilized Eggs of the Sea-Urchin (Arbacia). Repr. l. c., Vol. III, No. 9, April 1, 1900.
  - 13) — Further Experiments on Artificial Parthogenesis and the Nature of the Process of Fertilization. Repr. l. c., Vol. IV, No. 4, August 1, 1900.
  - 14) MORGAN, T. H., The Production of Artificial Astrosphaeres. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. III, Heft 3, 1896.
  - 15) — The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia and other Animals, l. c., Bd. VIII, Heft 3, 1899.
  - 16) ZIEGLER, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. I. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VI, Heft 2, 1898.
-



### Tafelerklärung.

Alle Zeichnungen sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat skizziert bei Leitz, Apochr. hom. Oel-Immersion 2 mm, Komp.-Okular IV, Tubuslänge 150 mm.

#### Tafel VII.

Fig. 1—12. Monosperme Befruchtung.

Fig. 1. Spermakern bald nach dem Eindringen. Beginnende Strahlung. 3 Eikerne.

Fig. 2. Einfache Strahlung am Eikern. Der Spermakern liegt in einiger Entfernung vom Eikern.

Fig. 3. Die Strahlung hat sich vor Erreichung des Eikerns geteilt.

Fig. 4—6. Doppelstrahlung am Eikern. Der Spermakern in einiger Entfernung vom Eikern.

Fig. 7 u. 8. Auseinanderrücken der Tochterstrahlungen zur Opposition. Der Spermakern liegt unverändert in der Nähe des Eikerns.

Fig. 9. Auflösung des Eikerns. Die Tochterstrahlungen sind noch nicht in die Gegenüberstellung gelangt. Der Spermakern liegt unverändert unter dem Centrum der einen Strahlung.

Fig. 10. Metaphase. Der Spermakern unverändert in der Peripherie der oberen Strahlung.

Fig. 11. Fortgeschrittenes Stadium.

Fig. 12. Der Spermakern liegt ungeteilt in der Ebene der künftigen Furche.

#### Tafel VIII.

Fig. 13—22. Monosperme Befruchtung.

Fig. 13. Der ungeteilte Spermakern im Begriff, in die eine der entstehenden Blastomeren überzugehen.

Fig. 14—16. Der Spermakern vereinigt sein Chromatin mit dem des Eikernderivats.

Fig. 14. Der Spermakern in unmittelbarer Nähe des Eikernderivats. Abnorme Größenzunahme des Spermakerns.

Fig. 15. In der linken Blastomere ist das Chromatin des Spermakerns mit dem des Eikernderivats vereinigt.

Fig. 16. In der oberen Blastomere Chromosomen des Spermakerns und Eikernderivats in der Anaphase. Die untere Blastomere hat sich bereits in 2 Zellen mit ruhenden Kernen geteilt.

Fig. 17—20. Die Vereinigung von Spermakern und Eikernderivat unterbleibt.

Fig. 17. Der Spermakern in beträchtlicher Entfernung von der Furchungsspindel.

Fig. 18. In der linken Blastomere liegt der unveränderte Spermakern über der Furchungsspindel. Die rechte Blastomere ist bereits wieder geteilt.

Fig. 19 u. 20. Der Spermakern liegt in der Furchungsspindel, ist stark in die Länge gezogen, ist aber ungeteilt.

Fig. 21 u. 22. Der Spermakern in einer der Blastomeren des Vierzellenstadiums.

Fig. 21. Unveränderter Spermakern.

Fig. 22. Der Spermakern ist stark gelockert.

#### Tafel IX.

Fig. 23—34. Dysperme Befruchtung.

Fig. 23—31. Jeder der beiden Pole der Teilungsfigur stammt von einem der beiden eingedrungenen Spermatozoen.

Fig. 23. Die Centrosomen ungeteilt am Eikern.

Fig. 24. Die Centrosomen in Teilung.

Fig. 25. Die Centrosomen sind geteilt.

Fig. 26. Ein Spermakern mit einem der 3 Eikerne vereinigt.

Fig. 27. Ein Spermakern im Begriff, sich mit dem Eikern zu vereinigen.

Fig. 28. Stadium vor der Aequatorialplatte. Nur 2 der 4 Pole an der karyokinetischen Figur beteiligt.

Fig. 29 u. 30. Spätere Stadien. Verschiedene Lagen der beiden Spermakerne.

Fig. 31. Beteiligung dreier Pole an der Karyokinese. Ungleichmäßige Chromatinverteilung.

Fig. 32 u. 33. Zweizelliges Stadium.

Fig. 32a u. b. Zwei Ebenen desselben Eies. In jeder Zelle eine Spermaspindel und eine Spindel des Eikernderivats.

Fig. 33. In der oberen Blastomere hat sich das Chromatin des einen Spermakerns mit dem des Eikerns vereinigt; 2 leere Strahlungen. In der unteren Blastomere ist der Spermakern in seiner Metamorphose hinter dem Eikernderivat zurück.

#### Tafel X.

Fig. 34—37. Dyspermien. Die Pole am Eikern stammen von demselben Spermatozoon.

Fig. 34. Beginnende Karyokinese. Gesonderte Spermaspindel im Entstehen.

Fig. 35. Eikern in Auflösung. Die Spermaspindel bleibt hinter der des Eikerns zurück.

Fig. 36 u. 37. Ein Spermakern ist mit dem Eikern verschmolzen. Spermaspindel wie in Fig. 35.

Fig. 38—43. Eier mit mehreren Eikernen in verschiedenen Stadien und Kombinationen.

Fig. 44. Dysperm befruchtetes Ei. Die Centrosomen im Vergleich zum Eikern in der Entwicklung zurück.

Fig. 45. Monosperm befruchtetes Ei. Der Spermakern ist in zwei Teile zerrissen.

# Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten.

## I. Das Reticulum der Lymphknoten.

Von

**Dr. Richard Thomé,**

Assistent der anatomischen Anstalt zu Jena.

Hierzu Tafel XI.

---

- A. Litteraturübersicht.
- B. Eigene Untersuchungen.
  - I. Untersuchungsmethoden.
  - II. Bau des einzelnen Bälkchens des Reticulum und seine Beziehungen zu den Reticulum- bzw. Endothelzellen.
  - III. Anordnung der Reticulumfasern in verschiedenen Abschnitten der Lymphknoten.
  - IV. Die elastischen Fasern des Reticulum.
  - V. Bau des Trabekularsystems und des Reticulum in den Lymphknoten verschiedener Tiere.
- C. Vergleichung der Befunde mit denen früherer Untersucher.

Vor einiger Zeit war es v. SCHUMACHER (1897) und mir (1898) geglückt, in den normalen Lymphknoten von Affen (*Macacus rhesus* und *cynomolgus*) Zellen aufzufinden, denen unzweifelhaft phagocytäre Eigenschaften zukamen. Speciell schien sich ihre Thätigkeit auf die Zerstörung von roten Blutkörperchen zu erstrecken. Diese sonst übereinstimmend beschriebenen Zellen waren von v. SCHUMACHER als Zellen des Reticulum der Lymphknoten, von mir als Endothelien angesprochen worden. Letzteres war wesentlich deshalb geschehen, weil diese Phagocyten in Verbindung mit den gewöhnlich so genannten Endothelien die Auskleidung der Lymphbahnen und -sinus in den Lymphknoten bildeten. Indessen hatte ich immerhin die Frage offen gelassen, ob überhaupt ein Unterschied zwischen Reticulumzellen und Endothelien zu machen sei, besonders weil es mir nicht gelungen war, eine deutliche Ab-

grenzung der Endothelien gegen die Bälkchen des Reticulum aufzufinden. Untersuchungen, die ich mittlerweile an den Lymphknoten verschiedener Tiere angestellt habe, zeigten mir, daß ähnliche blutkörperchenhaltige Zellen fast in jedem Lymphknoten anzutreffen seien, eine Beobachtung, die ich in einer ganzen Reihe allerdings wesentlich pathologisch-anatomischer Arbeiten bestätigt fand. In vielen Fällen schienen mir diese Zellen ebenfalls den fixen Zellen anzugehören, in anderen war ich mehr geneigt, sie für Wanderzellen anzusprechen. Meist war aber eine Entscheidung kaum zu treffen. Ehe ich nun näher auf diese Frage einging, schien es mir zweckmäßig, zunächst einmal zu versuchen, über den Bau des Reticulum der Lymphknoten mir Klarheit zu verschaffen. Denn über dieses Gewebe gehen die Ansichten der verschiedenen Untersucher noch weit auseinander, ganz besonders auch über den Punkt, welche Rolle den Reticulumzellen angewiesen werden soll.

### A. Litteraturübersicht.

Die Litteratur über das von His als adenoides, von KÖLLIKER als retikuläres bezeichnete Gewebe ist sehr umfangreich, zumal nicht nur in den Lymphknoten, in der Milz und verwandten Organen ein netzförmiges Gewebe erkannt worden ist, sondern auch vielfach in anderen Organen, Leber, Niere, Schleimhäuten u. s. w. ein solches gefunden wurde. Da indessen Unterschiede zwischen den Netzgeweben der einzelnen Organe zu bestehen scheinen, werde ich mich im folgenden wesentlich auf die Arbeiten beschränken, die sich mit dem Reticulum der Lymphknoten und verwandten Organe beschäftigen.

Die erste ausführliche Beschreibung des Reticulum und seiner Bestandteile stammt wohl von BRÜCKE (1854). Dieser untersuchte es an Schnitten durch Lymphknoten, die in sehr verdünnter Schwefelsäure gekocht, getrocknet und dann in Wasser wieder aufgeweicht worden waren. Dem Lauf der Blutgefäße folgend, findet er, daß ihre anfänglich dichte Adventitia in der Marksubstanz immer lockerer und reicher an Kernen wird. „Die ausgebildeten Bindegewebsfasern verschwinden immer mehr, und an ihre Stelle treten Kytoblasten mit eng anschließender Zellmembran, die in 2 oder 3 dünne, zugespitzte, bisweilen abgeplattete, meist fadenförmige Fortsätze ausgeht, die zu einem weichen Gewebe verfilzt sind.“ Dies



Gewebe ist von einer Unzahl feinsten Gänge durchzogen, in denen der Chylus sich fortbewegt. Diese Gänge sind nicht vom Gefäßendothel ausgekleidet, besitzen überhaupt keine besondere Wand, sondern sind eben von den verzweigten Kytoblasten gebildet. Wenn auch diese Befunde an jedenfalls nach heutigen Begriffen außerordentlich dicken Schnitten gewonnen wurden, so geht doch unzweifelhaft hervor, daß BRÜCKE das jetzt Reticulum genannte Gewebe deutlich erkannt hat. Ebenso ergibt sich aus der Beschreibung, daß BRÜCKE das Reticulum für ein zelliges Gewebe hält, welches aber kontinuierlich in das faserige Bindegewebe der Gefäßadventitia übergeht.

Sehr eingehend hat sich ferner BILLROTH mit dem retikulären Gewebe beschäftigt. Zunächst hat er den Bau des Reticulum in der Milz aller Wirbeltierklassen untersucht (1857). Beim Frosch besteht die Milzpulpa aus einem feinen Netzwerk, in dessen Maschen vorwiegend rote Blutkörperchen liegen, die sich aber relativ leicht daraus verdrängen lassen. Die einzelnen Fäden sind teils fein und rundlich, teils etwas abgeflacht wie feinste Membranen. In den dickeren Knotenpunkten des Netzwerks liegen gewöhnlich ovale Kerne. Nach Maceration mit sehr verdünnter Essigsäure gelingt es durch sanften Druck, das ganze Netzwerk in einzelne sternförmig verzweigte Zellen aufzulösen. In den MALPIGHI'schen Körperchen ist das Netzwerk ganz ähnlich, nur sind die Maschen etwas enger als in der Pulpa. Die feinen Fädchen des Netzes stehen mit der Gefäßmembran in unmittelbarem Zusammenhang. Ähnlich leicht und noch schöner läßt sich dieses Netz beim Salamander darstellen. Schwieriger als bei Amphibien und Reptilien waren die Verhältnisse bei den Fischen und Vögeln zu erkennen, am schwierigsten bei den Säugetieren. Indessen gelang schließlich doch bei allen Tierklassen der Nachweis eines ähnlich gebauten Netzes.

Ferner hat BILLROTH, wesentlich allerdings von pathologischen Gesichtspunkten aus, auch bei Lymphknoten den Bau des retikulären Gewebes untersucht, indem er sich dabei der HIS'schen Pinselmethode bediente (1860 und 1862). Bei jungen Tieren ist das Faserwerk der Lymphknoten aus sternförmigen, anastomosierenden Zellen zusammengesetzt, bei erwachsenen Tieren dagegen findet man nur selten Kerne in den Knotenpunkten des Netzes. In der zweiten Mitteilung bemerkt er noch, daß das Netz in der ganzen Alveole (Rindenknoten) vorhanden sei. In den peripheren Teilen derselben ist es enger als im Centrum, in diesem außerdem weich, so daß es beim Pinseln zuweilen ausfällt.

Ebenfalls ein wesentlich aus verzweigten und anastomosierenden Zellen gebildetes Netzwerk hat ferner R. HEIDENHAIN (1859) in den PEYER'schen Plaques von Kaninchen und Hund nach ausgepinselten Präparaten beschrieben. In der Mitte sind die Maschen des Netzwerks breit, werden nach außen hin immer enger, bis sie schließlich fast spaltförmig werden. An der Peripherie der Follikel gehen die Bälkchen dieses Netzwerks in das Bindegewebsstroma der Follikelwand über. In den Bälkchen liegen zwei Arten von Kernen, große, ovale und kleinere, rundliche; letztere sehen in ihrem Habitus denen der Lymphkörperchen ähnlich und kommen weniger in den Knotenpunkten des Netzes als im Verlauf von längeren Bälkchen vor.

Einer sehr ausführlichen Untersuchung ist das fragliche Gewebe von W. HIS gewürdigt worden (1860 und 1862). HIS hat zuerst entdeckt, daß sich das Netzwerk der Lymphknoten sehr leicht und schön darstellen läßt, wenn man an dünnen Schnitten die in den Maschen des Netzes liegenden Lymphkörperchen durch wiederholtes Betupfen mit einem feinen Haarpinselchen entfernt. Es gelingt dies sowohl an frischen Schnitten als auch noch leichter an solchen, die einem in Spiritus oder doppelchromsaurem Kali gehärteten Lymphknoten entnommen sind. Außer bei den Lymphknoten läßt sich diese Methode auch bei den anderen zum Lymphgefäßsystem gehörenden Organen anwenden.

In allen untersuchten Organen: Lymphknoten, Milz, Darmfollikeln u. s. w. als auch in der ganzen Schleimhaut des Darmes hat HIS das Stützgewebe fast übereinstimmend gebaut gefunden. Im allgemeinen sind zwei Arten von Netzwerken vorhanden. Erstens ein solches, das aus anastomosierenden Zellen gebildet wird. Die betreffenden Zellen haben einen ovalen, seltener rundlichen Kern und relativ wenig Protoplasma, von dem nach allen Seiten hin Ausläufer ausstrahlen. Diese sind meist sehr fein, teilen sich dichotomisch und verbinden sich untereinander sowohl wie mit denen anderer Zellen. Gelegentlich gelingt es auch, derartige Zellen mit ihren Ausläufern isoliert zu erhalten. Die Zellfortsätze sind sehr leicht durch Fäulnis und verdünnte Alkalien, sowie durch verdünnte Essigsäure zu zerstören. Ein anderes Netz unterscheidet sich von dem beschriebenen dadurch, daß seine Bälkchen breiter sind als die Zellausläufer, daß keine bestimmt abgrenzbaren Zellkörper und Kerne zu sehen sind, und daß die Bälkchen gegen Reagentien etwas widerstandsfähiger sind. Sie werden z. B. in verdünnten Alkalien zwar blaß, aber lösen sich nicht.

Dann findet His noch besondere langgestreckte Fäden, die vorzugsweise zwischen benachbarten Gefäßen oder zwischen Gefäßen und den bindegewebigen Septen oft auf längere Strecken hin ausgespannt sind. Sie sind im allgemeinen wenig verzweigt und gegen Reagentien ebenfalls ziemlich widerstandsfähig. Häufig findet man in einer kegelförmigen Verbreiterung, mit der sie sich an die Gefäße ansetzen, oder in einer inmitten ihres Verlaufes gelegenen Anschwellung einen Kern.

Mit Entschiedenheit tritt His dafür ein, daß sämtliche Arten von Netzen zum Bindegewebe gerechnet werden müßten. Die einzelnen Systeme sind keineswegs scharf voneinander geschieden, sondern gehen ineinander sowohl als auch in das faserige Bindegewebe der gröberen Septen kontinuierlich über. Ebenso stehen sie zu der Adventitia der Gefäße in Beziehung, indem den größeren Gefäßen anastomosierende Zellen direkt aufliegen, während die Kapillaren wesentlich von Zellausläufern umspunnen werden. Gegenüber dem Einwurf, daß Bindegewebe ohne Intercellularsubstanz nicht vorkäme, nimmt His als wahrscheinlich an, daß eine anfänglich in den Maschen des Netzes vorhandene schleimige Zwischensubstanz später von den Lymphkörperchen verdrängt worden sei. Die Zellnetze sollen überall das Primäre sein. Späterhin können sie sich dann mit einer Substanz umlagern, die entweder zu elastischem oder fibrillärem Bindegewebe sich ausbildet, worauf dann in der weiteren Entwicklung die Zelle mit ihren Ausläufern atrophiert. Deshalb treten die Fasernetze auch bei älteren Individuen sehr viel reichlicher gegenüber den Zellnetzen auf als bei jungen.

Ueber die Verteilung der Netzwerke in den Lymphknoten giebt His an, daß die Zellnetze sich hauptsächlich in den Lymphsinus finden, während im Bereich der eigentlichen Drüsensubstanz das Netz meist aus kernlosen Fasern besteht. Dieses Fasernetz zeigt in den einzelnen Abschnitten des Parenchyms eine etwas verschiedene Anordnung. Am dichtesten ist es einmal an der Begrenzung des Parenchyms gegen die Sinus, dann in der Umgebung der „Vakuolen“ (Keimcentren). In den Vakuolen selbst ist es weitmaschig und scheint im Innern derselben ganz zu fehlen. Die scharfe Abgrenzung des Parenchyms gegen die Lymphsinus wird durch dieses besonders dichte Fasernetz gebildet, nicht von einer eigentlichen Grenzmembran. Auch überzeugte sich His davon, daß in dieser Grenzschicht unzweifelhaft Zellen mit Ausläufern vorhanden sind, die einerseits eine Verbindung mit den Fasern des Parenchyms,

andererseits mit den Ausläufern des Zellnetzes in den Lymphsinus herstellen.

In den Lymphknoten unterscheidet His drei Abschnitte, die allerdings nicht scharf voneinander geschieden sind, Rinde, Mark und Hilusstroma. Das letztere ist sehr reich an Bindegewebe, daher sehr derb, soweit nicht größere Mengen von Fett eingelagert sind. Auf Querschnitten findet man in ihm eine Anzahl weiter Lymph- und Blutgefäßöffnungen. Die Marksubstanz hingegen ist weich und enthält meist nur feinere Blutgefäße. Wo stärkere Gefäße in sie hineinziehen, sind sie von Ausläufern des Hilusstromas begleitet. Das Verhältnis zwischen Marksubstanz und Hilusstroma ist wechselnd, indem z. B. bei den menschlichen Inguinal- und Axillardrüsen das Hilusstroma weit in das Innere zieht und Ausläufer bis zur Peripherie sendet, während die Marksubstanz ganz schmal ist. In den entsprechenden Lymphknoten beim Rind, in den Mesenteriallymphknoten der übrigen untersuchten Tiere, sowie auch in einem, allerdings pathologisch veränderten Mesenteriallymphknoten des Menschen findet das entgegengesetzte Verhalten statt.

In der Rinde wie im Mark der Lymphdrüsen unterscheidet His nun weiterhin drei Formationen:

- 1) das trabekuläre Gerüst,
- 2) die Bahnen für die durchströmende Lymphe oder die Lymphsinus,
- 3) die eigentliche Drüsensubstanz.

Die Anordnung des feineren Netzwerks nach der His'schen Darstellung ist bereits angegeben worden. Für das größere Trabekelsystem giebt His, wesentlich nach Befunden an Rind-lymphknoten, folgendes an. Die von der Kapsel ausgehenden, prismatischen oder runden Balken spalten sich und vereinigen sich wieder untereinander, so daß ein Maschenwerk entsteht, das, in der Rindensubstanz weit, nach der Marksubstanz zu immer enger wird. Die Entwicklung dieses Trabekulargerüsts ist bei den einzelnen Tierspecies verschieden stark, besonders beträchtlich ist das Balkennetz in der Marksubstanz der menschlichen Lymphknoten ausgebildet. Die eigentliche Drüsensubstanz nimmt überall den mittleren Raum der Trabekelmaschen ein, indem sie von diesen durch die Lymphsinus getrennt ist. Dabei bildet sie ebenso wie die Trabekel ein durch den ganzen Lymphknoten hin zusammenhängendes Parenchymnetz, das sich nur je nach dem ihm zur Verfügung stehenden Raum verschieden stark ausbildet.



Es finden sich also nach Hrs in den Lymphknoten zwei sich gegenseitig durchflechtende Maschenwerke, das der Drüsensubstanz und das des Trabekelsystems, die überall voneinander durch die Lymphsinus getrennt sind. Man findet also auf Durchschnitten in den Maschen des Parenchymnetzes je einen Trabekel bezw. in den Trabekelmaschen Drüsensubstanz.

Weiterhin hat FREY die Lymphknoten und das retikulierte Gewebe einer genauen Untersuchung unterworfen. Seine Hauptarbeit über die Lymphdrüsen konnte ich mir leider nicht zugänglich machen, doch genügen die Aufsätze (1863 u. 1873), die ich eingesehen habe, um seine Ansicht vom Bau des retikulierten Gewebes kennen zu lernen. Auch FREY hat wesentlich an ausgepinselten Schnitten gearbeitet; dabei aber auch noch eine Karminfärbung angewandt. Er spricht das Netzwerk sowohl der PEYER'schen Plaques wie der Lymphknoten als unzweifelhaft zellig an, denn in den Knotenpunkten des Netzes finden sich, besonders deutlich bei jüngeren Tieren, Kerne eingelagert. Die Färbung mit Karmin schützt auch vor einer etwaigen Verwechslung von Querschnitten aufsteigender Fasern mit diesen Kernen (s. u. HEXLE). Bei älteren Tieren allerdings können auf längere Strecken hin die Kerne vollständig fehlen. Als Altersmetamorphose der Lymphknoten sieht FREY das Auftreten von Fett an, das vermutlich in den Bindegewebskörperchen ausgebildet werde. Ferner soll im Alter eine Umwandlung der Netzsubstanz in fibrilläres Bindegewebe eintreten, sowie auch eine reichliche Pigmentierung, die an allen Stellen der Lymphknoten ihren Sitz haben kann.

Für zellig erklärt auch F. TH. SCHMIDT (1863) das retikuläre Gewebe, da er die Kerne deutlich in den Bälkchen liegen sieht. Besonders bemerkenswert ist eine Angabe, daß dickere, leicht gewundene Bälkchen häufig von einer membranartigen Scheide umgeben seien. Von einem derartigen Bälkchen giebt SCHMIDT auf seiner Tafel 15 No. 10 eine Abbildung, wo innerhalb der membranartigen Scheide auch noch ein Kern liegt. Die Ähnlichkeit mit den von mir erhaltenen Bildern ist geradezu überraschend.

Die Abgrenzung der Follikel gegen die Lymphsinus wird nach SCHMIDT durch eine feinkörnige Haut gebildet, in der blasse längliche Kerne in großer Zahl auftreten. Diese Haut steht mit dem Reticulum sowohl der Drüsensubstanz als auch der Sinus in direktem Zusammenhang. SCHMIDT hält daher diese Haut nur für eine Modifikation des Reticulum, besonders da auch an anderen Stellen dieses oft membranartige Ausbreitungen bildet.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte auch W. MÜLLER (1863) nach Untersuchungen an wesentlich menschlichem Material. MÜLLER hat ebenfalls an ausgepinselten Schnitten, wie an solchen, die mit Karmin gefärbt waren, gearbeitet. Einerseits findet er ein protoplasmatisches Netzwerk mit eingestreuten, teils rundlichen, teils elliptischen Kernen, andererseits ein unzweifelhaft aus Fasern bestehendes Netz, dem deutliche Zellen anliegen. Beide Arten hängen kontinuierlich zusammen und gehen ohne scharfe Grenze ineinander über. Betreffs der Abgrenzung des Parenchyms gegen die Lymphbahnen tritt MÜLLER entschieden dafür ein, daß diese nur durch ein besonders engmaschiges Netzwerk nie durch eine homogene Membran gebildet werde.

Auch v. KÖLLIKER schließt sich in seinem Handbuch der Gewebelehre (1863) in Bezug auf den Bau des Reticulum den bisher Genannten an. Er ist der Ansicht, daß das Reticulum ursprünglich sicher ein Zellnetz sei; jedoch beim ausgewachsenen Tier fanden sich nur noch hie und da Kerne und Zellreste, das Netz selbst bestehe wesentlich aus einem dichten Gewirre feinsten Fasern. Diese Fasern sind indessen nicht identisch mit denen des fibrillären Bindegewebes, da sie sich zum Unterschied von diesen beim Kochen in Wasser nicht lösen.

Ein entschiedener Gegner der von den bisher angeführten Autoren vertretenen Ansicht, daß das Reticulum ganz oder teilweise aus Zellen bestehe, war inzwischen in HENLE (1860) entstanden. HENLE hatte ein anderes Verfahren ersonnen, um das Netzwerk deutlich zu machen. Zunächst ließ er kleine Stücke der betreffenden Organe eintrocknen, bis sie vollständig hart geworden waren. Feinste Spänchen davon wurden dann in destilliertem Wasser wieder aufgeweicht. Durch dies einfache Verfahren trat bei den meisten Organen das Netzwerk deutlich hervor. Nur bei der Milz und den Lymphdrüsen genügte das Aufweichen in Wasser nicht, um die Lymphkörperchen vollkommen aufzuhellen. Um dies zu erreichen, wurden die Schnitte auf kurze Zeit in ganz verdünnte Kalilauge übertragen (1—2 Tropfen konz. Kalilauge auf ein Uhrglas voll Wasser), bis sie gallertartig durchscheinend geworden waren, und dann in destilliertem Wasser untersucht. Alsdann trat auch bei diesen Organen das Netzwerk deutlich hervor. Die Differenz zwischen HENLE und den anderen Autoren beruht nun wesentlich darauf, daß HENLE bei den so behandelten Schnitten niemals irgend welche Zellen an der Reticulumbildung beteiligt fand, sondern stets ein reines Fasernetz erhielt. HENLE

spricht sich deshalb sehr entschieden dahin aus, daß in keinem Stadium das Reticulum von Zellen, sondern stets nur von Fasern gebildet sei. Die vermeintlich in den Bälkchen liegenden Kerne führt er auf Querschnitte von senkrecht zur Schnittrichtung aufsteigenden Bälkchen zurück, zumal sie nie in derselben optischen Ebene liegen sollen wie das Netzwerk. Ueber die Anordnung des Reticulum herrscht sonst keine Meinungsverschiedenheit. Auch HENLE findet keine Membran, sondern nur ein besonders engmaschiges Netzwerk als Abgrenzung des Parenchyms gegen die Lymphbahnen; ebenso fehlt nach ihm im Centrum der Follikel das Netzwerk meist ganz.

Außer diesem gewöhnlichen Reticulum findet HENLE aber noch ein zweites Fasernetz, das nach Zerstörung des zuerst sichtbaren durch stärkere Laugen zurückbleibt. Es ist feiner und weitmaschiger, und wird von HENLE eben wegen seiner Widerstandsfähigkeit gegen starke Alkalien dem elastischen Gewebe zugeordnet.

Während so die allgemeine Formation des Reticulum in den Lymphknoten von den verschiedenen Untersuchern in nicht wesentlich verschiedener Weise beschrieben worden ist, und auch spätere Untersuchungen hierüber wesentlich Neues nicht gebracht haben, dauerte der Streit über die Natur des Reticulum, ob zellig, ob faserig, weiter fort. Obwohl seit der damaligen Zeit die mikroskopische Technik ganz ungeahnte Fortschritte gemacht hat, obwohl eine große Zahl von Forschern sich mit dieser Frage beschäftigt haben, kann sie doch immer noch nicht als entschieden gelten.

Von den späteren Untersuchungen seien hier zunächst die Angaben ROLLET's (1871) und v. RECKLINGHAUSEN's (1871) erwähnt. ROLLET spricht sich für ein ursprünglich aus anastomosierenden Zellen bestehendes Reticulum aus, das allerdings im Lauf der Entwicklung später in ein Netz meist kernloser Balken übergehe. v. RECKLINGHAUSEN läßt es unentschieden, ob die an den Knotenpunkten des Netzes vorhandenen Kerne in den homogenen Bälkchen liegen oder ihnen nur angeheftet sind. Die Innenseite der Kapsel der Lymphknoten sowie die Trabekel sind nach ihm von einem platten Epithel überzogen, dessen Zellgrenzen sich durch Silbernitrat schwärzen lassen. Häufig ist es deutlich zu sehen, wie Epithelzellen von der Oberfläche eines Trabekels auf dickere Fäserchen sich fortschieben. Doch läßt v. RECKLINGHAUSEN noch unentschieden, ob alle Fasern, sowie die Markstränge einen epithelialen Ueberzug besitzen.



Diese Beobachtung eines epithelartigen Ueberzugs der Trabekel und eines Teiles der Fäserchen des Reticulum leitet über zu den Untersuchungen BIZZOZERO's und RANVIER's, mit denen eine neue Periode in der Erforschung des retikulierten Gewebes beginnt.

BIZZOZERO hat speciell den Bau der Lymphknoten beim Menschen, wie bei verschiedenen Tieren untersucht, und zwar, indem er dünne Schnitte von Organen, die in Alkohol oder 0,1—0,2 proz. Chromsäure gehärtet waren, durch Schütteln in Wasser möglichst von Lymphkörperchen zu befreien suchte. Er kam zu dem Ergebnis, daß das Reticulum ein Netzwerk homogener oder zart längsgestreifter Fasern sei. In den Lymphbahnen umkleiden Zellen entweder die Fasern, die Fasern sind gewissermaßen in ein Protoplasmarohr eingeschlossen, oder aber die Zellen sind in einer Masche des Reticulum schleierartig ausgespannt. Das Protoplasma der Zellen ist körnig, und es gelingt oft, durch dasselbe hindurch den Verlauf der Faser verfolgen zu können. Je nach der Verzweigung der Fasern sind auch die Zellen mehr oder weniger reichlich mit Ausläufern versehen. Bei längerem Schütteln der Schnitte in Wasser gelingt es oft, die Zellen gänzlich zu entfernen, ohne daß die Maschen des Fasernetzes beschädigt werden. Etwas anders liegen die Verhältnisse in der eigentlichen Drüsensubstanz, indem hier meist nur wenig protoplasmareiche Zellen an den etwas verbreiterten Knotenpunkten des Netzes liegen. Die Abgrenzung der Drüsensubstanz gegen die Lymphbahnen soll nach BIZZOZERO durch ein Endothel geschehen. Er stellt es dar als dünne, körnige, mit regelmäßig eingestreuten ovalen oder abgeplatteten Kernen versehene Protoplasamembran.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen gelangte RANVIER (1888). An fixierten und dann ausgepinselten Schnitten von Lymphknoten bleiben außer der Kapsel und den Trabekeln nur die Bälkchen des Reticulum übrig. Kerne und Zellreste findet man nur noch dann, wenn nicht energisch genug ausgepinselt worden ist. Will man dagegen sämtliche Kerne der fixen Gewebszellen erhalten, so ist es zweckmäßig, durch Einstich in die Kapsel 1-proz. Osmiumsäure in den Lymphknoten zu injizieren. Hierdurch werden die lymphatischen Elemente wenigstens teilweise ausgetrieben, die Reticulumzellen dagegen fixiert. RANVIER spricht diese für Endothelzellen an, die sich in ihrer Form den Fasern des Reticulum genau anschniegen. Für diese Ansicht spricht auch der Umstand, daß er nach Injektion von Silbernitratlösung auf den Trabekeln und der Oberfläche der Drüsensubstanz, sowie hier und



da auf dickeren Bälkchen die bekannte Endothel-Kittlinienzeichnung fand, die, wenn auch nicht ganz regelmäßig, so doch vollständig beweisend sei. Die einzelnen Fasern sind nach RANVIER bei jeder Art der Präparation fibrillär, bestehen auch in der That aus Bindegewebsfibrillen, die bei den Anastomosen nicht miteinander verschmelzen, sondern nur verkleben.

Beide Autoren halten also gleich HENLE an der faserigen Struktur des Reticulum fest; sie sind der Ansicht, daß es sich um eine besondere Anordnung des fibrillären Bindegewebes handle, dessen einzelne Fasern von Endothelzellen ganz oder teilweise umkleidet seien.

Als Anhänger der faserigen Struktur des Reticulum traten dann später noch eine größere Anzahl von Forschern auf. RENAUT (1888) bekennt sich im allgemeinen zur Ansicht seines Lehrers RANVIER, wesentlich auch auf Grund der mittelst der Silbernitratmethode erhaltenen Resultate.

HOYER (1889) gelangte dadurch zu der Ueberzeugung von der faserigen Struktur des Reticulum, daß es ihm gelang, an Schnitten durch Lymphknoten, die er der Trypsinverdauung nach KÜHNE unterworfen hatte, ein von Kernen und Zellresten völlig freies Fasernetz zu erhalten.

STÖHR fand bei der Untersuchung der Entwicklung der Zungenbälge, daß Leukocyten sich zwischen die Bündel des vorhandenen faserigen Bindegewebes einlagern und diese aufsplintern. Erst bei sehr starker Einlagerung von Leukocyten treten jene feinen, homogen glänzenden, netzförmig verbundenen Bälkchen auf, wie sie im allgemeinen im Reticulum des adenoiden Gewebes beschrieben werden. Stets finden sich Uebergänge zwischen beiden Faserarten. Ein wesentlicher Einwand gegen eine zellige Natur des Reticulum ist nach STÖHR auch in dem Umstande zu finden, daß sich selbst beim Erwachsenen noch fibrilläres Bindegewebe in adenoides umwandeln könne.

CARLIER (1893) ist es bei den Lymphknoten des Igels leicht gelungen, durch Ausschütteln der Schnitte in Wasser oder durch Auspinseln ein zellfreies Netzwerk zu erhalten. Bei der Katze konnte er an dünnen Schnitten ohne weiteres feststellen, daß die dünnen Reticulumfasern mit den faserigen Trabekeln direkt zusammenhängen.

GULLAND (1894) hat bei der Untersuchung der Lymphknotenentwicklung ebenfalls gefunden, daß die Leukocyten das fibrilläre

Bindegewebe auffasern, so daß auch er das retikuläre Gewebe nur für eine besonders feinmaschige Form des Bindegewebes erklärt.

MALL (1891) hat sich ebenfalls für die faserige Natur des Reticulum ausgesprochen, zum Unterschied indessen von den anderen Verfechtern dieser Ansicht das retikuläre Gewebe als eine besondere, vom faserigen oder, wie er es nennt, „weißen“ Bindegewebe vollständig verschiedene Gewebsart hingestellt. MALL bediente sich zur Darstellung der Fasernetze ebenfalls der Pankreatinverdauung der Schnitte, ließ diese alsdann auf dem Objektträger antrocknen und färbte sie mit Pikrinsäure und Säurefuchsin. Die wesentlichen Unterschiede zwischen dem fibrillären Bindegewebe und dem retikulierten sind nach ihm, daß ersteres beim Kochen Leim giebt, letzteres nicht, ferner daß die Fasern des retikulierten Gewebes ebenso wie die des elastischen im Laufe der Entwicklung allmählich an Dicke zunehmen, während die „weißen fibrösen“ Fasern nur in die Länge wachsen. In einer großen Reihe von Organen hat MALL das retikulierte Gewebe gefunden und beschrieben. Speziell bei den Lymphknoten stellt er fest, daß Kapsel und Trabekel zum weitaus größten Teil aus retikuliertem Gewebe bestehen, in das nur einzelne elastische und weiße Fasern eingestreut sind. Sonst findet sich im allgemeinen überhaupt kein fibrilläres Bindegewebe in den Lymphknoten, weshalb diese auch nach Entfernung der Kapsel beim Kochen keine Gelatine geben.

Die von BIZZAZERO an bisher angeführten Autoren halten also die fixen Zellen des Reticulum für eine Art Endothelien, die einem reinen Fasernetz, sei es fibrillär-bindegewebiger, sei es besonderer Natur, nur angelagert seien. Demgegenüber erklärt eine Gruppe von Forschern zwar auch den größten Teil der fixen Gewebszellen für angelagerte Endothelien, hält aber daran fest, daß außer diesen noch Zellen vorkommen, die mit den Fasern in direkter Verbindung stehen. Der Hauptvertreter dieser Ansicht ist

RIBBERT (1889). Die Kerne der eigentlichen Reticulumzellen sind nach ihm eckige oder spindelige, mit Safranin intensiv sich färbende, meist in den Knotenpunkten des Netzwerks liegende, kleine Gebilde. Der zugehörige Zellleib ist nur von geringem Umfang, und von ihm gehen die das Netzwerk bildenden zarten Fasern aus, die nur bei genauem Zusehen als unabhängig von dem Protoplasma der Endothelien erkannt werden können. Die letz-

teren sind platte, nach den Seiten sich verjüngende Gebilde, die den Lymphraum teils glatt begrenzen, teils etwas nach innen vorspringen. Ihre großen, hellen Kerne sind rundlich oder oval. Ueber die Verteilung des Reticulum in den Lymphknoten giebt RIBBERT an, daß es in den Rindenknoten und Marksträngen sehr eng, in den Lymphbahnen weitmaschiger sei, äußerst gering entwickelt dagegen in den Keimcentren.

Ähnlich spricht sich HANSEMAN (1891) über den Bau des Reticulum aus. Nur läßt er außer den Endothelien noch eine zweite Art von Zellen, „Lymphoblasten“, den Fasern des Reticulum anliegen, die, den Endothelien sonst ähnlich, sich wesentlich durch die Art ihrer Mitosen unterscheiden.

Unentschieden läßt es LÖWIT (1891), ob außer den thatsächlich vorhandenen Endothelien auch zugleich Reticulumzellen im Sinne RIBBERT's vorhanden sind.

Aber auch die älteste Ansicht, daß das Reticulum ganz oder zum Teil aus verzweigten Zellen bestehe oder wenigstens aus solchen hervorgehe, hat noch eine große Zahl von Vertretern gefunden. Zunächst ist hier CHIEVITZ (1881) zu erwähnen. Seine Untersuchungen beschränken sich auf die Inguinallymphknoten des Menschen und die Mesenteriallymphknoten des Schweines in erwachsenem und fötalem Zustande. Bei den betreffenden Lymphknoten wurde zumeist eine Injektion der Blutgefäße vorausgeschickt, und die alsdann angefertigten Schnitte ausgepinselt. Beim ausgewachsenen Individuum findet CHIEVITZ das Reticulum allerdings nur aus Fasern bestehend. Bei jungen Embryonen aber wird es größtenteils von verzweigten Zellen gebildet, die indessen mit zunehmendem Wachstum mehr und mehr durch Fasern ersetzt werden. Doch noch beim Neugeborenen ist ein Teil des Netzwerks sicher zellig. Da die Zellen vielfach in Kontinuität mit den Fasern stehen, glaubt CHIEVITZ, daß die letzteren durch teilweise oder vollständige Umbildung der Zellen und ihrer Ausläufer gebildet seien. In Bezug auf den allgemeinen Bau der Lymphknoten stellt sich nun aber CHIEVITZ in einen gewissen Gegensatz zu HIS. Zwar unterscheidet auch er 3 Schichten, Rinde, Mark und Hilusstroma, doch liegen beim Menschen die Verhältnisse des Trabekularsystems anders, als HIS angegeben. Nur wenige der von der Kapsel ausgehenden gröberen Septen gelangen überhaupt bis zum Hilusstroma, und gerade diese geben keine seitlichen Aeste ab. Die meisten dagegen lösen sich nach Abgabe von viel-

leicht einigen Zweigen in feine Fädchen auf, die eben das Reticulum mit bilden helfen. Daher finden sich, speciell in der Marksubstanz, sehr viele Sinus, die rings vom Parenchym umschlossen sind, ohne einen Trabekel zu enthalten. Die Angabe von His, daß die Lymphsinus beim Menschen ebenso wie beim Rind stets Trabekel enthielten, glaubt CHIEVITZ damit erklären zu können, daß die lymphoide Infiltration sich häufig auf das Hilusstroma fortsetze. Dabei bleibe die nächste Umgebung der Gefäße gewöhnlich davon frei und sei durch Lymphspalten von den infiltrierten Partien geschieden. Daß His einen derartig veränderten Lymphknoten vor sich gehabt habe, scheint CHIEVITZ wahrscheinlich, erstens, da er von einem am Typhus Verstorbenen herstammte, zweitens, da nach His die größeren Gefäße gerade in den Trabekeln lägen, was in der Marksubstanz im allgemeinen nicht zutrefte. His habe also in diesem Falle das infiltrierte Hilusstroma als Marksubstanz angesprochen. In den Mesenteriallymphknoten des Schweines dagegen fand auch CHIEVITZ ein vollständiges Trabekelsystem, wie es von His als Regel aufgestellt worden ist.

Ebenso spricht sich ORTH (1884) für eine ursprünglich zellige Natur des Reticulum aus. Bei älteren Individuen schwinde indes der eigentliche Zelleib und der Kern mehr und mehr, so daß nur die Ausläufer als verschieden dicke Bälkchen übrig bleiben. Es sei dies ein Umstand, der gegen die Gleichstellung der Bälkchen des Reticulum mit den Fasern des fibrillären Bindegewebes spräche, da letzteres aus der Intercellularsubstanz entstünde. Auch verschwänden die Reticulumfasern nicht bei Behandlung mit Essigsäure, wie die Bindegewebsfasern.

TOLDT (1888) findet gleichfalls beim Erwachsenen in den homogenen Bälkchen nur selten einen Kern, hält aber daran fest, dass die Grundlage des Reticulum ein Netz von Bindegewebszellen sei. Zur Feststellung der protoplasmatischen Beschaffenheit der Bälkchen injizierte er Hunden Anilinblau und fand, daß die Reticulumbälkchen ebenso wie die lymphoiden Zellen den Farbstoff aufgespeichert hatten.

SCHIEFFERDECKER und KOSSEL (1891), sowie CZERMAK (1893) lassen ebenfalls das Reticulum aus einem Zellnetz hervorgehen, wenn auch in späterem Alter nach Schwund des Kernes und eines Teiles des Protoplasmas die ursprüngliche zellige Beschaffenheit nicht mehr erkannt werden könne.



Zu etwas anderen Ergebnissen gelangte DEMOOR (1895) auf Grund einer sehr eingehenden Untersuchung des retikulierten Gewebes in verschiedenen Organen und bei verschiedenen Tieren. Untersucht wurde wesentlich an sehr feinen Schnitten der in FLEMMING'scher oder HERMANN'scher Flüssigkeit fixierten Organe, die mit Safranin oder Hämatoxylin-Eosin gefärbt wurden. DEMOOR findet zu allen Zeiten des Lebens das Reticulum aus vielfach verzweigten anastomosierenden Zellen bestehend, die einen großen hellen Kern und granuliertes Protoplasma besitzen. Niemals gelang ihm der Nachweis, daß bei älteren Individuen etwa die Zellen den Bälkchen nur anlagen, während bei der gewählten Methode der Epithelüberzug von Kapsel, Trabekeln und Follikeln leicht nachzuweisen war. Die dickeren Ausläufer zeigten hie und da eine feine fibrilläre Streifung, die meisten aber erschienen völlig homogen. Da DEMOOR nie Mitosen der Reticulumzellen beobachten konnte, wohl aber häufig bei jüngeren Tieren in den Knoten des Netzwerks größere Mengen von Protoplasma mit mehreren Kernen angehäuft waren, nimmt er für die Vermehrung derselben die direkte Kernteilung an. Selbst bei sehr alten Tieren fand er übrigens die Zahl der Reticulumkerne nicht vermindert.

Diese Befunde von DEMOOR werden von SAXER (1896) im großen ganzen bestätigt. Da SAXER Auspinseln oder Verdauen der Schnitte für zu eingreifende Operationen hält, um die feinen Verhältnisse dieses Gewebes richtig erkennen zu lassen, hat er nur an feinen Paraffinschnitten gearbeitet. Beim Rindsembryo von 26 cm Länge, bei dem die Lymphknoten bereits ausgebildet, aber noch sehr zellarm sind, findet er, „daß das feine Netzwerk in der That durch Anastomosen der verästelten Ausläufer der Bindegewebszellen entsteht, während die gröberen Septen einen faserigen Grundstock mit zwischen und auf den Fasern liegenden Zellen darstellen“. Auch beim Erwachsenen wird das feine Reticulum zweifellos durch wahre Zellen und ihre Ausläufer gebildet, die aber in gewisser Weise modifiziert sind. Sie hängen direkt zusammen mit den Endothelien, welche die Lymphräume auskleiden. Da SAXER diese sog. Endothelien nur für plattgedrückte Bindegewebs- bzw. Reticulumzellen hält, so würde also auch beim Erwachsenen der Zusammenhang der Bälkchen mit den Zellen noch leicht zu sehen sein. Auch das intrafollikuläre Reticulum besteht nach SAXER stets aus anastomosierenden Zellen. Die oft geringe Anzahl von Kernen, die aber keineswegs die Regel

sei, wäre leicht damit erklärt, daß ein sehr ausgedehntes Netz von relativ wenig Zellen gebildet werden könne.

Ein neuer Verfechter der Ansicht BIZZOZERO's und RANVIER's ist neuerdings in HÖHL (1897) entstanden. Zunächst stellte er durch Maceration der Schnitte in Drittelalkohol und nachheriges Ausschütteln, sowie durch Pankreatinverdauung ein zellfreies Fasernetz dar. Ferner aber gelang es ihm auch, durch Doppelfärbung mit Pikrokarmín oder Pikrinsäure-Säurefuchsin nach VAN GIESON die Fasern von dem Zellprotoplasma zu differenzieren. Die Fasern erschienen rot, während das Zellprotoplasma einen gelblichen Ton erhielt. „An den Bälkchen des Reticulum, am deutlichsten in den Lymphsinus erkennbar, sieht man Zellen mit großem Kern und feingranuliertem Protoplasma liegen. Sie umkleiden die Bälkchen vollständig und ziehen, wie sich BIZZOZERO treffend ausdrückt, schleierartig über deren Teilungen hinweg. Ueberall verlaufen diese Fasern glatt durch ihre bisweilen außerordentlich zarte Hülle.“ Den Einwand, daß wenn die Fasern rings von Protoplasma umgeben seien, sie doch auch einen Teil der Zellen bildeten, sucht HÖHL damit zu entkräften, daß in den nicht zum Lymphsystem gehörigen Organen, z. B. in der Leber, das Fasernetz sicher nicht an die Existenz von Zellen gebunden sei. Die einzelnen Fasern selbst zeigen nach HÖHL einen deutlich fibrillären Bau. Ferner wies HÖHL noch mittelst einer gleichzeitigen Elastinfärbung <sup>1)</sup> nach, daß mit den Bälkchen des Reticulum hie und da feinste elastische Fäserchen verlaufen.

Diese elastischen Fäserchen ziehen im Innern oder an der Oberfläche der Trabekel hin und setzen sich auf die Reticulum-bälkchen fort, indem sie sich an sie anschniegen oder meist sie spiralg umranken. Oder aber sie lösen sich von den Bälkchen los und ziehen geradewegs nach den Marksträngen und Follikeln in deren Peripherie sie vielfach Netzwerke bilden.

HÖHL hat seine Untersuchungen an Material von erwachsenen Tieren vorgenommen. Er glaubt, daß die Ansicht derjenigen, die das Reticulum für zellig halten, dadurch hervorgerufen sei, daß

---

1) Zur Färbung des elastischen Gewebes benutzte HÖHL außer saurem Orcein nach UNNA noch eine „SPALTEHOLZ-Farbstoff V“ genannte Farbe. Eine genauere Angabe ist nicht vorhanden, und in einer späteren Mitteilung (1900) giebt HÖHL an, daß der betr. Farbstoff von der Fabrik nicht mehr in derselben Zusammensetzung geliefert werde.

sie wesentlich embryonales oder ganz jugendliches Gewebe zur Untersuchung benutzt hätten. Im jugendlichen Gewebe aber sei das Reticulum nur erst äußerst spärlich entwickelt, wie ja die Gewebe ganz allgemein Wachstumsveränderungen unterlägen. Da es ihm geglückt ist, auch mit Hilfe der üblichen Farbmethode ein Netzwerk von Fasern darzustellen, wie es sich nach dem Auspinseln der Schnitte oder nach der Trypsinverdauung zeigt, hält er es für bewiesen, daß die genannten Methoden keine Kunstprodukte liefern.

v. SCHUHMACHER (1897) schließlich wurde durch seine Untersuchungen dahin geführt, für das Reticulum der Lymphbahnen zwei Typen aufzustellen, indem in dem einen Fall, z. B. bei den Wiederkäuern, das Reticulum faserig, von Endothelzellen bedeckt sei, im anderen, z. B. beim Affen, dasselbe aus Zellen bestände. Beim Affen speciell, aber auch bei anderen Tieren, können die Reticulumzellen derartig zahlreich werden, daß sie überhaupt kein Netz mehr bilden, sondern sich epithelartig eng aneinander legen, so daß sie teilweise die Lymphsinus zwischen den Rindenknoten vollständig verlegen können. Diese Form des Gewebes, die ja kein Netz, kein Reticulum mehr darstellt, hat v. SCHUHMACHER noch besonders als „Zwischengewebe“ bezeichnet, da diese Zellmassen einerseits in direktem Zusammenhang mit den Trabekeln, andererseits mit dem eigentlichen Reticulum stehen. Auch das Trabekelsystem hat v. SCHUHMACHER bei den einzelnen Tieren in verschiedener Weise entwickelt gefunden. Während es bei den Wiederkäuern gut ausgebildet ist, sollen eigentliche Trabekel beim Menschen, Affen, Katze u. s. w. fast ganz fehlen.

Das Reticulum soll auch je nach dem Tätigkeitszustand der Lymphknoten sein Aussehen verändern. Bei derselben Species findet es v. SCHUHMACHER in dem einen Lymphknoten aus großen, protoplasmareichen Zellen bestehend, in anderen feinfaserig, protoplasmaarm, in den dritten schließlich wesentlich aus spindelförmigen Zellen bestehend. Zugleich konnten Unterschiede in der Zahl der Mitosen, sowie der Weite und dem Zellreichtum der Lymphbahnen festgestellt werden.

In der vorliegenden Litteraturübersicht sind, um nicht zu ausführlich zu werden, die Arbeiten, die sich mit dem Reticulum anderer als der lymphoiden Organe beschäftigen, im allgemeinen nicht berücksichtigt worden. Eine bis 1897 reichende Uebersicht auch darüber findet sich bei Disse (1898).

## B. Eigene Untersuchungen.

### I. Untersuchungsmethoden.

Als Untersuchungsmaterial wurden wesentlich die Lymphknoten von Hund, Katze, Kaninchen und Igel benutzt, die mir in größerer Menge zu Gebote standen. Zur Fixation wurden bei diesen so ziemlich alle gebräuchlichen Flüssigkeiten angewandt. Ferner wurden Lymphknoten von Rind, Schwein, Meerschweinchen, Ratte, Maus, *Vespertilio murinus* und *Plecotes auritus* untersucht. Auch vom Menschen konnte ich einiges Material erhalten, und zwar einmal die vorzüglich in Sublimat und ZENKER'scher Flüssigkeit konservierten Lymphknoten eines jugendlichen Hingerichteten, und ferner die eines Neugeborenen, die allerdings erst einige Stunden p. m. eingelegt werden konnten. Außerdem konnte ich noch je einen Lymphknoten von Orang-Utang, Schimpanse, *Cynocephalus rufescens*, *Cercopithecus albigularis* und *Macacus rhesus* untersuchen, die ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prosector Dr. R. KRAUSE in Berlin verdanke.

Zunächst verwandte ich ausschließlich feine Paraffinschnitte, die den verschiedensten Färbemethoden unterzogen wurden, da ebenso wie SAXER auch mir das Auspinseln oder Verdauen der Schnitte als zu eingreifende Maßnahmen erschienen, als daß sie die genaue Kenntnis eines, wie aus der Litteratur hervorgeht, so außerordentlich schwierig zu erkennenden Gewebes zu vermitteln vermöchten. Durch die Ergebnisse der Untersuchungen ist dies Bedenken auch bestätigt worden. Andererseits war es mir doch durch die mit den erwähnten Methoden von früheren Untersuchern erhaltenen Ergebnisse wahrscheinlich geworden, daß ein wie immer geartetes Fasernetz vorhanden sein mußte, das eben diesen Prozeduren Widerstand leisten konnte. Aber die wichtige Frage der Beziehung dieses Netzes zu den Zellen des Reticulum konnte auf diese Weise nicht gelöst werden, da ja die Zellen in mehr oder minder großer Ausdehnung zerstört oder entfernt werden. Die Zellen aber nach dem Vorgange BIZZOZERO's und RANVIER's als Endothelzellen aufzufassen, die das Fasernetz nur umkleideten, dazu konnte ich mich nach den Befunden, die ich bei *Macacus cynomolgus* erhalten hatte, ohne weiteres nicht entschließen. In den Lymphknoten dieses Affen hatte ich große Zellen mit deutlich ausgeprägtem Exoplasma gefunden. Dieses Exoplasma ging ohne Grenze in die Balkchen des Reticulum über, die bei der damals



hauptsächlich angewandten LIRLICH-BIONDI'schen Färbung stets denselben Farbenton wie jenes annahmen. Dabei war aber diese Exoplasmaschicht keineswegs selbst starr, sondern beteiligte sich gerade in hervorragender Weise an den amöboiden Bewegungen, deren diese Zellen jedenfalls fähig waren. Meine Ansicht ging damals dahin, daß die Bälkchen ursprünglich Zellausläufer gewesen seien, aber im Laufe der Entwicklung eine tiefgreifende Umwandlung erfahren hätten, so daß man sie nicht mehr als solche betrachten könne, wenn sie auch noch mit der Grenzschicht der Zellen in direktem Zusammenhange ständen. Wenn man weiterhin annimmt, daß auch der Teil des Exoplasmas, der den Fasern zugewandt ist, dieselbe Umwandlung erfahren habe, so würde sich auf diese Weise erklären lassen, warum auch nach Zerstörung der Zellen ein vollständiges Fasernetz übrig bleibt. Wenn diese Ansicht richtig war, dann war es von vornherein nicht unwahrscheinlich, daß es mit der einen oder anderen Färbemethode gelingen mußte, diese umgewandelten Teile bzw. die Fasern in einer anderen Farbe zu erhalten, wie das nicht umgewandelte Zellprotoplasma.

Zur Entscheidung dieser Frage suchte ich zunächst nach einem Objekt, das starke Reticulumbälkchen an möglichst von Lymphocyten freien Stellen aufwies. Ganz vorzüglich geeignet fand ich die Randsinus in den Lymphknoten des Igels, wo vielfach stärkere, 6—8  $\mu$  und darüber breite Bälkchen von der Kapsel zu den Rindenknoten hinziehen. Schnitte, die mit Hämalaun und einer beliebigen Protoplasmafärbung tingiert sind, zeigen im allgemeinen folgendes Verhalten. Die Zahl der Lymphocyten ist, wie überhaupt meist in den Randsinus, recht gering, so daß selbst an dickeren, bis 10  $\mu$  starken Schnitten die Reticulumbälkchen deutlich zu sehen sind. Hie und da finden sich auch vergrößerte, rote Blutkörperchen oder Pigment enthaltende fixe Zellen in den Randsinus. Die Bälkchen selbst ziehen meist auf dem kürzesten Wege von der Kapsel nach der Rindensubstanz, wo sie scheinbar mit der Endothellage verschmelzen, die den Rindenknoten gegen die Sinus hin abgrenzt. Verzweigungen der Randsinusbälkchen sind im ganzen nicht häufig, doch kommen sowohl schräge wie quere vor. Sehr selten ist ein vollständiges Netzwerk in den Randsinus, wie es Fig. 1 zeigt, wo die Ausläufer mehrerer Zellen miteinander anastomosieren. Irgend welche Abgrenzung der Bälkchen, weder von der vergrößerten pigmenthaltigen Zelle noch von dem Protoplasma der gewöhnlichen platten Zelle, ist in dem betreffenden Präparat nicht zu erkennen.

Diese Randsinusbälkchen und ihre Beziehungen zu den fixen Gewebszellen wurden zunächst untersucht. Eine irgendwie geartete Abgrenzung der Bälkchen gegen das Zellprotoplasma gelang nun zunächst weder bei der angegebenen einfachen Färbung, noch bei Anwendung irgend einer anderen der gebräuchlichen Tinktionen, noch auch endlich an ungefärbten Präparaten. Zunächst wurde natürlich die für Darstellung von Bindegewebe lang erprobte Färbung nach VAN GIESON angewandt. Hie und da waren auch wirklich die Bälkchen in einem mehr rötlichen Ton gefärbt als das Zellprotoplasma, aber irgendwelche klaren Bilder waren nicht zu erhalten. Die HEIDENHAIN'sche Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung, sonst für die Darstellung von Faserstrukturen so hervorragend geeignet, ließ ebenfalls keine Differenz im Farbenton oder eine deutliche Abgrenzung zwischen Bälkchen und Zellprotoplasma erkennen. Die WEIGERT'sche Methode zur Färbung der Neuroglia, in mannigfachen Variationen angewandt, erwies sich als ungeeignet, irgend etwas deutlich zu machen. Ebenso wenig wurden mit der KUPFFER'schen Formol-Goldchloridmethode noch mit der OPPEL'schen Chromsilbermethode zur Darstellung der Gitterfasern in der Leber Erfolge erzielt. An Präparaten, die längere Zeit in Chrom-Osmium-Essigsäure gelegen hatten, wurde auch die FLEMMING'sche Dreifachfärbung (Safranin-Orange-Gentianaviolett) erprobt, mittels deren es FLEMMING so schön gelungen war, die Bindegewebsfibrillen bei Salamanderlarven darzustellen. Aber auch hier färbten sich Bälkchen und Zellprotoplasma annähernd im selben Ton. Allerdings traten die Fasern der Kapsel und der etwa vorhandenen Trabekel deutlich rot gegenüber dem mehr orange gefärbten Protoplasma hervor.

Andererseits fanden sich in den Lymphsinus sowie auch in den zellärmeren Teilen der Markstränge und Rindenknoten viele Bilder, die sich kaum anders deuten ließen, als daß Zellen durch ihre Ausläufer in Verbindung miteinander ständen. Auch in den Lymphknoten anderer Tiere fand sich dasselbe. So zeigt z. B. Fig. 2 einige derartige Zellen aus einem Marksinus von *Cercopithecus albigularis*. (Der betreffende Lymphknoten war in ZENKER'scher Flüssigkeit fixiert und der Schnitt mit Hämalaun und einer Säurefuchsin-Orangemischung nach SQUIRE, s. LEE u. MAYER [1888], gefärbt. Diese Färbung ist für gewisse Zwecke wohl imstande, die viel kompliziertere EHRLICH-BIONDI'sche Färbung zu ersetzen. Speziell hebt sie bei geeigneter Färbedauer die roten Blutkörperchen außerordentlich schön hervor.)

Nach diesen Erfolgen war ich naturgemäß zu dem Schluß gekommen, daß in der That das Reticulum der Lymphknoten lediglich durch anastomosierende Zellen gebildet werde. Das beim Macerieren bezw. Verdauen der Schnitte zurückbleibende Fasernetz konnte ich mir nur durch eine besondere Widerstandsfähigkeit gewisser Teile des Protoplasmas erklären. Da fand ich in der neuesten Auflage von STÖHR's Lehrbuch der Histologie (1901) für die Färbung der Bindegewebsfibrillen MALLORY's phosphormolybdänsaures Hämatoxylin nach vorheriger Beize mit Phosphormolybdänsäure empfohlen. Diese mir bis dahin unbekannte Methode habe ich seitdem mehrfach erprobt und kann sie ebenso wie STÖHR für die Darstellung des Bindegewebes an den verschiedensten Stellen nur loben. Da sie im allgemeinen noch unbekannt zu sein scheint, und die Angaben von STÖHR sich auf freie Schnitte beziehen, so ist es wohl erlaubt, die von mir angewandte Methode etwas genauer zu beschreiben.

Die Objekte können beliebig fixiert sein, doch sind die Erfolge nicht gleich gut. STÖHR empfiehlt als bestes Fixationsmittel Alkohol. Da dieser bei Lymphknoten wegen der Schrumpfung, die er speciell in den äußeren Schichten leicht verursacht, nicht besonders brauchbar ist, habe ich nur wenig Erfahrung damit; in den wenigen Fällen, in denen er angewandt wurde, ist auch die Färbung gut gelungen. Von den übrigen Fixationsmitteln bewährt sich für die MALLORY-STÖHR'sche Färbung am besten die ZENKER'sche Flüssigkeit, alsdann Sublimat und Formol. Wenig zu empfehlen sind MÜLLER'sche und FLEMMING'sche Flüssigkeit. Die mit Wasser auf dem Objektträger befestigten Schnitte in der Dicke von 2—10  $\mu$  werden in der üblichen Weise in Wasser gebracht und dann in eine 10 proz. Phosphormolybdänsäure (von GRÜBLER bezogen) übertragen. Nach 5—10 Minuten werden sie kurz mit Wasser abgespült, dann auf 5—20 Minuten in folgende Hämatoxylinlösung gebracht:

kryst. Hämatoxylin	1,75
Aqua dest.	200,00
Phosphormolybdänsäure 10-proz.	10,00
kryst. Karbolsäure	5,00

Als dann werden die Schnitte wiederum in Wasser abgespült und durch Alkohol und Xylol in Kanadabalsam gebracht. Genauere Zeitangaben lassen sich nicht machen, da das Optimum der Färbung je nach dem Objekt, der Fixationsflüssigkeit, der Dicke des Schnittes und dem Alter der Hämatoxylinlösung wechselt. Bei



gelungener Färbung ist alles Bindegewebe tief dunkelblau gefärbt, während das übrige Gewebe blaß-graublau erscheint. Die Kerne sind meist etwas dunkler als das Protoplasma, so daß sie deutlich hervortreten. Doch kann man sie vorher mit Karmin färben, ebenso wie das Protoplasma mit Orange, von besonderem Wert ist dies aber in den meisten Fällen nicht. Bei Präparaten aus Sublimat, besonders aber bei solchen aus MÜLLER'scher Flüssigkeit, ebenso bei frischen Gefrierschnitten färben sich gelegentlich alle Kerne ebenfalls intensiv blau, so daß der Zweck der deutlichen Hervorhebung des Bindegewebes vereitelt wird. Bei Präparaten aus ZENKER'scher Flüssigkeit hat sich dies nie ereignet. Nützlich scheint es zu sein, wenn die Hämatoxylinlösung einige Wochen reift; wenigstens bei den zuerst hergestellten Präparaten fand sich nur in einem Teil der Reticulumbälkchen das später zu beschreibende Bild. Ob die Färbung auf die Dauer haltbar ist, kann ich zur Zeit noch nicht entscheiden, da ich die ersten Präparate dieser Art erst im November vorigen Jahres angefertigt habe. Bisher haben sie freilich noch nicht gelitten, wie ja Hämatoxylinfärbungen im allgemeinen dauerhaft zu sein pflegen.

Diese Färbung nach MALLORY-STÖHR wandte ich späterhin auch bei Präparaten an, welche in einer besonderen Weise vorbereitet waren, die mir auch bei der Darstellung der kapillaren Venen der Milz gute Dienste geleistet hat. Dicke Gefrierschnitte (25—50  $\mu$ ) möglichst frischer Lymphknoten wurden sorgfältig auf dem Objektträger ausgebreitet und ausgetrocknet. Sie halten denn ebenso gut oder noch besser als angetrocknete Paraffinschnitte eine Reihe von Prozeduren aus, ohne sich abzulösen. Meist wurden sie in Annäherung an die Methode von HEXLE zur Darstellung des Reticulum mit 1—2-proz. Kalilauge 10—30 Minuten lang behandelt, dann bis zu einer Stunde in fließendem Wasser ausgewaschen und später gefärbt. Es treten so die später zu beschreibenden Fasern des Reticulum deutlich hervor, da die Zellen zerstört oder vielleicht auch nur gelockert und durch das nachherige Auswaschen entfernt worden sind.

## II. Bau der einzelnen Bälkchen des Reticulum und ihre Beziehung zu den Reticulum- bzw. Endothelzellen.

Zunächst wurde diese Färbung wiederum bei Lymphknotenschnitten des Igels angewandt. Intensiv blau gefärbt waren die Kapseln (Trabekel waren in den untersuchten Lymphknoten nicht



vorhanden) sowie das adventitielle Gewebe der größeren Gefäße schon bei schwacher Vergrößerung zu erkennen. Ebenso erschienen die dickeren Reticulumbälkchen tief blau gefärbt. Bei genauerer Untersuchung mit Immersion aber konnte zunächst bei den Randsinusbälkchen deutlich erkannt werden, daß die dunkelblau gefärbten Fasern noch von einem mehr oder minder breiten blaßbläulichen Saum begrenzt waren. Wenn Zellen an den Bälkchen vorhanden waren, ließ sich ohne Mühe feststellen, daß dieser blasse Saum in das ebenso gefärbte Protoplasma der Zelle überging. Vielfach war die blaue Faser stark geschlängelt, während der blässere Saum eine geradlinige Kontur hatte. In den zuerst angefertigten Präparaten fand sich dies Bild, wie gesagt, nur bei einem Teil der Bälkchen, während in den nach gründlicher Reifung der Hämatoxylinlösung gefärbten Schnitten die blauen Fasern bei allen Randsinusbälkchen deutlich zu sehen waren. Weiterhin konnten dann solche blau gefärbten Fasern an fast allen Verbindungsbrücken zwischen den Zellen in den Lymphsinus nachgewiesen werden. Auch im Parenchym waren sie deutlich zu sehen; und überall, wo ein Bälkchen hinreichend isoliert war, erschienen die Fasern stets von einem blassen Saum umgeben.

Fast zu gleicher Zeit gelang es mir zufällig, auch noch auf eine andere Weise diese Fasern zu färben. Ein Präparat war versehentlich etwa 24 Stunden in der HANSEN'schen Pikro-Fuchsinmischung verblieben (s. BÖHM und OPPEL 1900 p. 100). Während ich mit dieser Mischung verschiedentlich 20–30 Minuten ohne besonderes Ergebnis gefärbt hatte, zeigten sich in diesem Präparat annähernd in derselben Ausdehnung wie in den nach MALLORY-STÖHR gefärbten intensiv rote Fasern auf sonst hellgelbem Grund. Auch hier war es an vielen Stellen leicht, einen gelben Saum um die rote Faser zu sehen, der ebenfalls ohne Grenze in das Zellprotoplasma überging. Bilder indessen, so klar und deutlich, wie sie eine wohlgelungene Färbung nach MALLORY-STÖHR zeigt, wurden mit der HANSEN'schen Mischung nicht erzielt. Speziell traten die feineren Fäserchen oft nur wenig oder gar nicht hervor, oder aber sie zeigten, wie oft auch die dickeren in ihren Randpartien, Uebergänge in das Gelb des Protoplasmas.

Mit diesen beiden Färbemethoden wurden nun die Lymphknoten sämtlicher Tiere untersucht, die mir zu Gebote standen. Bei allen ließ sich leicht das blaue bzw. rote Fasernetz nachweisen, wenn auch Anordnung und Menge der Fasern nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten darboten. In den meisten Fällen,

wenn nur die Reticulumbälkchen genügend frei von anliegenden Lymphocyten waren, gelang es, den anders gefärbten Saum um die Fasern nachzuweisen; selten nur konnte eine Entscheidung nicht getroffen werden. Die Dicke der einzelnen Fasern, je nach der Species wechselnd, war auch in den einzelnen Schnitten durchaus ungleich. Sie schwankte meist zwischen 1 und 4  $\mu$ , doch kamen sowohl dickere als auch noch feinere vor. Eine Zusammensetzung der Fasern aus Fibrillen, wie sie besonders von RANVIER und HÖHL beobachtet worden ist, konnte bei den gewählten Methoden nicht festgestellt werden. Sowohl in der Längsansicht wie auch auf den gleich zu erwähnenden Querschnittsbildern erscheinen die Fasern meist durchaus homogen, nur selten läßt sich eine undeutliche Längsstreifung erkennen.

Zunächst erhebt sich nun die Frage, in welcher Beziehung diese Fasern zu den Zellen bzw. Zellnetzen stehen, die bei anderen Färbungen allein sich zeigen. Der anders gefärbte Saum, der die Fasern umgibt und ohne irgendwelche Abgrenzung in das ebenso gefärbte Zellprotoplasma übergeht, ist wohl als Zellausläufer aufzufassen. Es bleibt aber noch zu entscheiden, ob er den Fasern nur anliegt oder aber sie umgibt, so daß die Faser in ihrem ganzen Verlauf von Protoplasma umgeben ist. Längsansichten sind zur Entscheidung dieser Frage natürlich ungeeignet, wenn auch der Umstand, daß fast stets zu beiden Seiten der Faser der Saum zu finden ist, mehr für die zweite Ansicht stimmen würde. Aber ein Beweis läßt sich doch nur aus der Untersuchung von Querschnittsbildern erbringen. Querschnitte, besonders etwas dickerer Fasern, sind ziemlich leicht zu finden, und in der That kann man sich in vielen Fällen deutlich davon überzeugen, daß auch die Querschnitte der Fasern rings von einer Protoplasmahülle umgeben sind. Besonders überzeugend fand ich das Bild, das ich in Fig. 5 wiederzugeben versucht habe. Es stammt aus dem Randsinus einer menschlichen Inguinaldrüse. Man sieht zwei Faserquerschnitte, einen größeren und einen kleineren, von einer relativ mächtigen Protoplasmahülle umgeben. Daß die beiden intensiv dunkelblauen Stellen wirklich Faserquerschnitte und nicht zufällige Verunreinigungen sind, darüber kann man hier besonders leicht Gewißheit erlangen, da der Schnitt 8  $\mu$  dick ist. Der kleinere Querschnitt verschwindet bei keiner Einstellung der Mikrometerschraube, indem er dabei nur wenig seinen Platz wechselt. Es handelt sich also um den Querschnitt einer fast genau senkrecht zur Schnittrichtung verlaufenden Faser.

Direkt aber ist der größere als Faserquerschnitt zu erkennen, indem er bei einer etwas anderen Einstellung in eine längsverlaufende Faser übergeht. Es handelt sich also um eine stark geschlängelte Faser, die teils parallel, teils senkrecht zur Schnitterichtung verläuft. So gut es anging, ist dies in der Figur wiedergegeben. Während in den Lymphsinus solche Bilder häufig zu finden sind, gelingt es im Parenchym nicht so leicht, die Umkleidung der Fasern mit einer Protoplasmahülle festzustellen, da die dichtgedrängten Lymphocyten das Bild undeutlich machen. Hier und da in weniger zellreichen Abschnitten ist es doch möglich, wie ja von vornherein eine Differenz zwischen dem Reticulum der Lymphbahnen und des Parenchyms nicht zu erwarten ist.

Ebenso ist es auch wahrscheinlich, daß, wenn die Fasern durch die Zellausläufer hindurchziehen, sie auch innerhalb des eigentlichen Zellkörpers liegen. Bei den gewöhnlichen, platten Reticulumzellen ist dies indes schwer festzustellen, da die Fasern den Raum zwischen Kern und Zellwand meist vollständig ausfüllen, so daß die zarte Zellkontur gerade an dieser Stelle undeutlich wird. Auch die vergrößerten fixen Zellen, wie sie besonders schön beim Menschen und Affen zu finden sind, zeigen sich meist nicht sehr geeignet zur Entscheidung dieser Frage. Denn hier liegen die Fasern meist ganz am Rande der Zelle, so daß vielfach die Annahme nicht ausgeschlossen ist, daß die Zellen den Fasern nur anlagen. Indessen wurden schließlich doch eine ganze Reihe von Bildern gefunden, die es außer Zweifel stellen, daß hier die Fasern durch den Zellkörper hindurchziehen. Sehr schön zeigt dies z. B. Fig. 6, wo man außer dem Querschnitt ebenfalls noch einen Längsschnitt der betreffenden Faser sieht. Ähnliche Bilder wurden auch mit der Pikrofuchsinfärbung vielfach erhalten.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem sog. Endothel, das die Lymphsinus auskleidet. An günstigen Stellen sieht man an der Abgrenzung des Parenchyms eine scheinbar zusammenhängende Protoplasmamasse mit ziemlich regelmäßig eingestreuten elliptischen Kernen. In diesem Protoplasma liegen dann die, vermutlich je nach der Spannung, der sie ausgesetzt sind, mehr oder weniger stark geschlängelten Fasern. Sie zeigen keinerlei Differenzen gegenüber den Fasern in den Sinus; an dickeren Schnitten kann man sehen, wie sie Netze mit engen, langgezogenen Maschen bilden. Vielfach stehen sie in Verbindung mit den Fasern sowohl der Lymphbahnen wie des Parenchyms, wie man ja auch an anders

gefärbten Schnitten einen direkten Zusammenhang der sog. Endothelien mit dem Reticulum sehen kann.

Ebenso stehen die Fasern der Lymphbahnen auch in direkter Verbindung mit den Fasern der Kapsel und Trabekel, während ihr Protoplasmaüberzug sich scheinbar mit dem Protoplasma der Endothelzellen verbindet. Ob auch innerhalb der Kapsel und Trabekel die Fasern noch eine Protoplasmahülle haben, konnte leider nicht festgestellt werden, da die Fasern sowie die anderen Bestandteile der Kapsel, als glatte Muskelzellen und elastisches Gewebe, zu sehr zusammengedrängt sind. Ganz unwahrscheinlich ist es nicht, da die Zahl der fixen Gewebszellen in der Kapsel und den Trabekeln meist eine recht reichliche ist.

### III. Anordnung der Reticulumfasern in verschiedenen Abschnitten der Lymphknoten.

Die Verteilung der Fasern, von denen in diesem Abschnitt ohne besondere Rücksicht auf die Reticulumzellen und ihre Ausläufer gesprochen werden soll, sowie die Weite des Maschenwerks wechselt nicht nur bei verschiedenen, sondern auch bei derselben Art nicht unbeträchtlich. Im letzteren Falle ist es wohl wahrscheinlich, daß dieses verschiedene Verhalten auf einen wechselnden Füllungs- resp. Tätigkeitszustand der betreffenden Lymphknoten zurückzuführen ist. So erscheinen in dem einen Falle die Faser-maschen in den Lymphbahnen weit, es hat den Anschein, als ob relativ wenig Fasern vorhanden wären; in einem anderen Falle ist das Maschenwerk sehr eng, und demgemäß erscheint auch die Menge der Fasern beträchtlicher. Zugleich pflegen sich dann auch die Fasern durch eine stärkere Schlingelung auszuzeichnen. Derselbe Wechsel findet sich auch in den Marksträngen und Rinden-knoten. Häufig, wenn auch keineswegs regelmäßig, scheint sich dieses Verhalten gegenseitig zu entsprechen, daß bei weitem Maschenwerk in den Lymphbahnen das der Markstränge eng ist und umgekehrt.

Die Maschenweite wechselt also auch innerhalb desselben Schnittes recht erheblich. Finden sich einerseits Fasermaschen von knapp  $6\ \mu$  Durchmesser, so sind sie an anderer Stelle so weit, daß an dünnen Schnitten überhaupt keine eigentlichen Maschen, sondern nur zerstreute Fäserchen zu sehen sind.

Andererseits zeigt an gewissen Abschnitten der Lymphknoten das Faserwerk ziemlich regelmäßig dieselbe Anordnung. So ist



an der Grenze zwischen Parenchym und Lymphbahn das Faserwerk meist aus engen, langgezogenen Maschen aufgebaut. Allerdings pflegt sich dies selten auf den ganzen Umfang des Parenchyms zu erstrecken, sondern dazwischen finden sich fast immer Stellen, an denen das Netzwerk weitere, regelmäßige Maschen aufweist. Dagegen findet sich speciell an den Rindenknoten häufig nicht nur die äußerste Schicht des Reticulum in dieser Weise angeordnet, sondern es sind zwei oder mehr Lagen solch engmaschigen Netzwerks konzentrisch hintereinander angeordnet, und zwar meist so dicht, daß gerade je eine Lymphocytenreihe dazwischen Platz hat. Dieselbe konzentrische Anordnung der Fasern findet sich auch sehr häufig an den Keimcentren, doch pflegt sie meist dasselbe nicht vollständig, sondern nur zur Hälfte oder zu Dreiviertel zu umfassen.

In den Keimcentren selbst finden sich nur äußerst spärlich feinste Fäserchen, sehr häufig sogar überhaupt keine, mit Ausnahme etwa der die kleinsten Gefäße begleitenden. Die Fasern umspinnen nämlich nicht nur die kleinsten Arterien und Venen, sondern auch häufig echte Kapillaren, bilden also gewissermaßen eine Adventitia derselben. Ebenso gehen sie, wie in das Fasersystem der Kapsel, so auch in das der Adventitia der größeren Gefäße über.

Besonders zu erwähnen ist noch ein Teil der von der Kapsel oder den größeren Trabekeln direkt ausgehenden Fasern. Während die meisten derselben mit der Grenzschicht des Reticulum im Parenchym anastomosieren, ziehen andere durch dieselbe hindurch bis tief in das Innere des Rindenknotens hinein, um dort erst mit dem eigentlichen Fasernetz in Verbindung zu treten. Wenn auch mehr oder weniger geschlängelt, pflegen diese Fasern doch im allgemeinen ziemlich direkt zu verlaufen und unterwegs keine oder nur sehr spärliche feine Anastomosen einzugehen. Aehnliche, meist ziemlich dicke Fasern ziehen häufig nicht in den Rindenknoten hinein, sondern in den Lymphsinus zwischen ihnen hindurch bis tief in die Marksubstanz, wo sie sich erst mit dem allgemeinen Reticulum verbinden. Sie vertreten gewissermaßen die bei vielen Tieren fehlenden oder doch nur spärlich vorhandenen Trabekel.

Die nicht selten speciell in den Randsinus sich findende starke Schlängelung der Fasern ist wohl auf eine, durch die angewandten Methoden bedingte Verengerung der Randsinus zurückzuführen. Erstens wird beim Zerschneiden der Lymphknoten die Lymphe aus den Randsinus am leichtesten und schnellsten abfließen, da das Reticulum in ihnen relativ wenig entwickelt ist. Dafür spricht auch der meist deutliche Mangel an Lymphocyten

in ihnen. Zweitens wirken auch die Fixationsmittel, die meist eine gewisse Schrumpfung der Gewebe herbeiführen, in den Randpartien zunächst und am energischsten ein. Drittens käme noch hinzu, daß, wo in der Kapsel und in den Trabekeln glatte Muskelzellen vorhanden sind, diese durch ihre Kontraktion, die bei den vorbereitenden Manipulationen wohl ziemlich sicher eintritt, ebenfalls auf eine Verengung wesentlich der Randsinus hinwirken. Die Zellausläufer mit ihrem beweglichen Protoplasma werden sich hierbei einfach verdicken, während die starreren, im Netzwerk der Rindensubstanz Widerhalt findenden Fasern die Differenz zwischen dem ihnen noch zu Gebote stehenden Raum und ihrer Länge durch Schlängelung ausgleichen müssen.

Die bisher angeführten Ergebnisse sind im wesentlichen an dünnen Paraffinschnitten gewonnen worden. Wenn diese auch den Bau des einzelnen Bälkchens und im allgemeinen die Anordnung der Reticulumfasern gut erkennen lassen, so sind sie doch ungeeignet, die Menge der Fasern und die Dichtigkeit des ganzen Gewebes einigermaßen zu veranschaulichen. Hierzu sind dickere ausgepinselte oder verdaute, aber auch Gefrierschnitte ungleich geeigneter. Letztere sind allerdings nicht ohne weiteres zu verwenden, da sich bei ihnen bei der Färbung nach MALLORY-STÖHR die Kerne ganz intensiv mitfärben, so daß ein deutliches Erkennen der Fasern unmöglich ist. Für diesen Zweck ist eine vorübergehende Behandlung des Schnittes mit verdünnter Kalilauge, wie oben beschrieben, von hervorragendem Nutzen. Protoplasma und Kerne werden entfernt, während das Fasernetz, wie es scheint, vollständig erhalten bleibt. Die so behandelten Präparate zeigen dasselbe wie gute Verdauungspräparate. Man sieht selbst im Randsinus, der doch im allgemeinen ein ziemlich weitmaschiges Netzwerk aufweist, die Fasern außerordentlich dicht zusammenliegen, während in der Rindensubstanz kaum noch Platz für Lymphkörperchen vorhanden zu sein scheint. Berücksichtigt muß allerdings werden, daß infolge der Entfernung der Zellen das Netzwerk oder besser Schwammgerüst des dicken Schnittes zusammengefallen ist, so daß Fasern in eine Ebene des Gesichtsfeldes zu liegen kommen, die verschiedenen Durchschnitten angehören. Bedenkt man aber andererseits, daß alle diese Fasern noch von Zellen und deren Ausläufern umgeben gewesen sind, so erkennt man, wie außerordentlich wenig Raum dem Lymphstrom in den Lymphknoten verbleibt.

Besonders auffällig ist an diesen dickeren Schnitten der häufig vollständige Mangel von Fasern in den Keimcentren. Sie erscheinen als ziemlich kreisrunde, helle Stellen in dem sonst blau gefärbten Präparat, nur die sie durchziehenden Kapillaren sind blaß blau gefärbt. Nur selten finden sich auch feinste Fäserchen. Es wird leicht verständlich, warum die ersten Untersucher sie mit dem Namen „Vakuolen“ belegten.

#### IV. Die elastischen Fasern des Reticulum.

Außer den bisher beschriebenen Fasern enthalten viele der bei gewöhnlichen Protoplasmafärbungen homogen erscheinenden oder höchstens andeutungsweise eine zarte Längsstreifung zeigenden Reticulumbälkchen bezw. Zellausläufer auch noch Fasern elastischer Natur. Außer HENLE hat meines Wissens bisher nur HÖHL auf die elastischen Fasern im Innern der Lymphknoten hingewiesen, wenn auch ihr Vorkommen in der Kapsel und in den Trabekeln allgemein anerkannt ist. Man kann sich von ihrem Vorhandensein aber leicht an Präparaten überzeugen, die nach UNNA-TÄNZER mit saurem Orcein oder besser noch nach WEIGERT mit Resorcin-Fuchsin gefärbt sind. Ihre Stärke und Zahl ist bei den einzelnen Tieren sehr verschieden. Schön ausgebildet sind sie u. a. wiederum beim Igel und zwar speziell in den Randsinusbälkchen. Nicht in allen, aber doch in den meisten von ihnen findet man bei gelungener Färbung eins oder mehrere, gewöhnlich äußerst feine, aber durch den tief dunkeln Farbton sich sehr deutlich abhebende Fäserchen, die zumeist einen geraden Verlauf nehmen. Manche von diesen kann man noch weit in das Innere der Rindensubstanz hinein verfolgen. Es hat den Anschein, als ob sie hier ein Netzwerk bildeten, das allerdings erheblich weitmaschiger ist als das der eigentlichen Reticulumfasern. Wo sie in erheblicher Menge vorkommen, sind sie um die Keimcentren häufig cirkulär angeordnet, ebenso zeigen sie manchmal an der Grenze des Parenchyms gegen die Lymphbahnen hin parallele Anordnung. Auch in den Bälkchen der Marklymphsinus finden sich bald mehr, bald weniger feinste elastische Fasern, selten scheinen sie ganz zu fehlen.

Die Frage nach der Lagebeziehung der elastischen Fasern zu den Reticulumbälkchen war sehr viel schwieriger zu beantworten als die nach der Lage der Reticulumfasern. Denn in den meisten Fällen sind sie so fein, daß Querschnitte von ihnen kaum zu sehen sind. Da sie außerdem fast nie geschlängelt verlaufen, gelingt es



kaum, Längs- und Querschnittsbilder derselben Faser zu erhalten. Indessen spricht auch hier der Umstand, daß bei Längsansichten die elastischen Fasern stets annähernd in der Mitte der Bälkchen verlaufen, sehr zu Gunsten der Annahme, daß auch sie im Innern der protoplasmatischen Zellausläufer sich befinden. In einer Reihe von Fällen ist es dann auch schließlich geglückt, unzweifelhafte Querschnitte elastischer Fasern aufzufinden, die rings von einer Protoplasmahülle umgeben waren.

Noch schwieriger war die Lagebeziehung der elastischen zu den Reticulumfasern zu erkennen, da in den meisten Fällen eine Kombination von Elastin- und Bindegewebsfärbung keine guten Ergebnisse hatte. An den wenigen gelungenen Präparaten, die ich erhielt, liegen die elastischen Fasern den Bindegewebsfasern dicht an. Ein leidlich gutes Bild der beiderseitigen Lagebeziehungen bietet Fig. 11, die ein Randsinusbälkchen von Igellymphknoten darstellt.

Ueber die Zahl der elastischen Fasern und die Dichtigkeit ihres Netzwerkes kann man ebenfalls an Gefrierschnitten, die mit Kalilauge, eventuell 10-proz., behandelt und dann nach WEIGERT gefärbt worden sind, leicht ins klare kommen. Doch kann man hierzu auch dicke Paraffin- oder Celloidinschnitte benutzen, da das Resorcin-Fuchsin Kerne und Protoplasma so wenig färbt, daß selbst die feinsten elastischen Fasern deutlich hervortreten.

Die vorliegenden Bilder bieten übrigens zugleich einen gewissen Beweis für die elastische Natur der mit den angegebenen Methoden gefärbten Fasern. Denn selbst in den Randsinusbälkchen verlaufen sie stets gerade oder in flachen Bogen, niemals geschlängelt, wie die Reticulumfasern. Dies rührt doch wohl daher, daß bei der Verengerung des Randsinus durch die Prozeduren beim Einlegen in die Fixationsflüssigkeiten die vorher gedehnten elastischen Fasern sich eben vermöge ihrer Elastizität wieder zusammenziehen.

## V. Bau des Trabekularsystems und des Reticulum in den Lymphknoten verschiedener Tiere.

Im Vorhergehenden ist der allgemeine Bau des Reticulum ohne genaueres Eingehen auf die einzelnen Tierarten geschildert worden. Für diese aber ergeben sich doch im ganzen Bau der Lymphknoten für Kapsel und Trabekel, für Anordnung und Menge der retikulierten wie elastischen Fasern eine ganze Reihe von Unterschieden, die es nahe legen, sie hier kurz auseinanderzusetzen.



Auch für die Reticulumzellen, Phagocyten, Pigmentzellen u. s. w. bestehen derartige Unterschiede, doch soll hier wesentlich auf die Fasersysteme eingegangen werden.

Da die Bezeichnungen für die einzelnen Abschnitte der Lymphknoten nicht ganz übereinstimmend gebraucht werden, möchte ich zunächst angeben, wie ich sie auch bisher, soweit wie möglich, angewandt habe. Mit Parenchym ist der meist mit Lymphocyten vollständig erfüllte Teil der Lymphknoten im Gegensatz zu den Lymphbahnen bzw. -Sinus bezeichnet. Die Ausdrücke Rinden- und Marksubstanz, sowie Rindenknoten, Keimcentren und Markstränge unterliegen wohl kaum einer Mißdeutung. Dagegen soll mit dem Namen Reticulum das von Zellen und ihren Ausläufern gebildete Netzwerk bezeichnet werden, wie man es in dünnen Schnitten mit den gebräuchlichen Kern- und Protoplasmafarbungen zu Gesicht bekommt. Demgemäß werden unter Reticulumbälkchen die Zellausläufer verstanden, mit Reticulumfasern die durch die Methoden von MALLORY-STÖHR oder HANSEN sichtbar gemachten Fasern bezeichnet. Alle Zellen, die an der Bildung des Reticulum beteiligt sind, bzw. mit den Fasern in Verbindung stehen, sollen als Reticulumzellen bezeichnet werden, also auch die sogenannten Endothelien.

Von menschlichem Material standen mir vorzüglich konservierte Inguinal- und Halslymphknoten eines 22-jährigen Hingerichteten zur Verfügung, die 1—2 Stunden p. m. in konz. Sublimatlösung und ZENKER'sche Flüssigkeit eingelegt waren. Wie sich bei der Untersuchung zeigte, war es trotz der späten Fixation noch nicht merklich verändert, selbst spärliche Mitosen waren noch vorhanden.

Bei den Lymphknoten des Erwachsenen waren Parenchym und Lymphbahnen deutlich von einander geschieden. Die Kapsel war von mittlerer Dicke, 40—80  $\mu$  stark. Größere Trabekel waren selten und splitterten sich bald auf. Die einzelnen Rindenknoten waren deutlich von einander abgegrenzt und enthielten meist Keimcentren mit teilweise schönen Mitosen. Das Reticulum war an dünnen Schnitten ohne Mühe zu erkennen. In fast allen Bälkchen waren nach beiden angewandten Methoden Reticulumfasern sicher vorhanden. Die Fasern waren sowohl um die Keimcentren in mehreren Lagen konzentrisch angeordnet, als auch bildeten sie eine deutliche Abgrenzung des Parenchyms gegen die Lymphbahnen. Das elastische Gewebe war im ganzen spärlich. Selbst in der Kapsel und den Trabekeln war nur wenig vorhanden, im Innern

der Lymphknoten hatte man Mühe, überhaupt eine elastische Faser zu finden. Dagegen waren in fast allen untersuchten Lymphknoten Fettzellen vorhanden, teils einzeln, teils zu größeren oder kleinere Fetttrübchen vereinigt. Glatte Muskelzellen konnten nicht sicher nachgewiesen werden.

An dem kindlichen Lymphknoten fiel vor allem der große Gefäßreichtum und infolgedessen die Menge von Bindegewebe auf. Verstärkt wurde dieser Eindruck noch dadurch, daß von der Kapsel reichliche Trabekel in das Innere des Lymphknotens sich erstreckten. Keimzentren waren nicht vorhanden, überhaupt war das Aussehen des Lymphknotens ziemlich gleichförmig. Differenzen zwischen Mark- und Rindensubstanz oder eine scharfe Abgrenzung der Markstränge gegen die Lymphbahnen war nicht vorhanden. In den meisten Reticulumbälkchen waren schön ausgebildete Fasern enthalten, doch fanden sich nicht selten Bälkchen, in denen sie sicher fehlten. Bei vielen war eine Entscheidung nicht möglich, indem sie zwar in der Mitte etwas blau gefärbt waren, aber doch keine deutlich konturierte Faser enthielten. Es wäre möglich, daß es sich hier um den Anfang der Faserbildung handelte, andererseits ist aber auch die Annahme postmortaler Veränderungen nicht von der Hand zu weisen. Elastisches Gewebe war dagegen in noch geringerem Maße vorhanden als beim Erwachsenen. Nur in der Umgebung der Gefäße, doch auch hier nur spärlich, waren regelmäßig elastische Fasern zu entdecken. Sonst gelang es selbst beim genauesten Durchmustern der Präparate auch in der Kapsel und den Trabekeln kaum ein elastisches Fäserchen aufzufinden.

Der untersuchte Lymphknoten vom Orang-Utang war ziemlich groß. Von der bis 100  $\mu$  starken Kapsel zogen reichlich dickere und dünnere Trabekel in das Innere. Die Schnitte, die durch den Hilus geführt waren, zeigten eine größere Anzahl relativ weiter Blutgefäße, die von einer sehr starken Adventitia umgeben waren. Dieser Bindegewebsreichtum verhinderte die Anfertigung feinsten Schnitte, doch da der Lymphknoten ziemlich zellarm war, ließen sich die Verhältnisse des Reticulums ganz gut übersehen. In allen Bälkchen waren Bindegewebsfasern zu sehen. Auch elastisches Gewebe war in ziemlicher Menge vorhanden. Besonders reichlich fand es sich um die Gefäße, doch war es in dem ganzen Lymphknoten verbreitet. Entsprechend der Dicke vieler Reticulumbälkchen waren in ihnen entweder eine größere Zahl von elastischen Fasern vorhanden oder diese waren, besonders in den Randsinusbälkchen, auffallend dick (2—4  $\mu$ ).

Aehnlich lagen die Verhältnisse beim Schimpansen. Reichliche dicke Trabekel fanden sich im ganzen Lymphknoten. Fasern waren fast in jedem Reticulumbälkchen zu finden. Das elastische Gewebe war in der Kapsel und in den Trabekeln sowie um die Gefäße reichlich vorhanden. In der Kapsel zeigte es eine besondere Anordnung, indem es wesentlich im inneren Teil derselben angehäuft war. Sonst fanden sich elastische Fasern in den Randsinusbälkchen, hier häufig zu kleinen Bündelchen vereinigt, sowie im Parenchym, während sie im Reticulum der Lymphsinus weniger verbreitet waren.

Nicht so stark entwickelt war das Bindegewebe in den Lymphknoten von *Cynocephalus*. Die Reticulumfasern zeigten sich zwar in derselben Ausdehnung gefärbt wie bei den vorigen, aber die Kapsel war dünn, Trabekel und Gefäßadventitia spärlich entwickelt. Ebenso war auch das elastische Gewebe weniger reichlich vorhanden.

Die Lymphknoten von *Cercopithecus* und *Macacus* zeigten große Aehnlichkeit miteinander. Bei beiden war die Kapsel mittelstark, die Trabekel nicht zahlreich und kurz. Wenn auch in den meisten Reticulumbälkchen Fasern nachzuweisen waren, so kamen doch speziell in den Lymphbahnen der Marksubstanz nicht selten Bälkchen vor, in denen sich keine Fasern fanden. Um die Gefäße herum, auch um die kleinsten, war fast stets ein Fasernetz nachzuweisen, wenn auch häufig nur von einer einzigen Faserlage gebildet. Elastisches Gewebe war in mittlerer Menge vorhanden. In der Kapsel fand es sich wie beim Schimpansen wesentlich im inneren Abschnitte, wo es ebenso wie in den Trabekeln reichlich vorhanden war. Im Reticulum kamen elastische Fasern hauptsächlich nur in den Randsinusbälkchen sowie in den Rindenknotten vor, während sie in der Marksubstanz selten waren.

Von Raubtieren wurden die Lymphknoten von Hund und Katze untersucht, und zwar wurden, wie von allen Tieren, die in größerer Zahl beschafft werden konnten, die Mesenterial- und Hals- resp. Inguinallymphknoten von verschiedenen Individuen auf die mannigfachsten Arten behandelt. Ein durchgreifender Unterschied ist zwischen den mesenterialen und subkutanen Lymphknoten nicht zu machen. Im allgemeinen pflegen die mesenterialen etwas weitere Sinus und geringere Entwicklung der Rinden- substanz aufzuweisen. Doch das Verhalten der Lymphknoten in dieser Beziehung ist so wechselnd, daß eine Entscheidung, ob es sich um einen mesenterialen oder subkutanen Lymphknoten handelt,



im einzelnen Falle nach dem mikroskopischen Bilde nicht getroffen werden kann.

Die Lymphknoten der Hunde hatten trotz ihrer teilweise recht beträchtlichen Größe durchweg eine relativ dünne Kapsel, deren Stärke durchschnittlich etwa  $20\ \mu$  betrug, selten bis auf  $40\ \mu$  oder darüber anstieg. Trabekel waren nicht zahlreich und meist schwach. Gewöhnlich splitterten sie sich schon nach ganz kurzem Verlauf in das Reticulum auf. In vielen Fällen waren sie ersetzt durch eine mehr oder minder große Zahl von Reticulumfasern, die annähernd parallel verlaufend von der Kapsel aus zwischen die Rindenknoten eindrangten, dabei aber immer durch Lymphkörperchen voneinander getrennt blieben, bis sie schließlich in das FaserNetz der Marksubstanz übergingen. Das Faserwerk war überhaupt stark entwickelt, die einzelnen Fasern vielfach  $3\text{--}4\ \mu$  dick. Die Maschenweite betrug häufig nur  $5\text{--}6\ \mu$ , besonders in dem Sinus der Marksubstanz. Im Parenchym waren die Fasern meist feiner, die Maschen weiter als in den Lymphsinus. Sehr deutlich trat in allen untersuchten Lymphknoten das dichte, die Grenze des Parenchyms gegen die Lymphsinus bildende Netzwerk hervor, sowie die konzentrische Anordnung der Reticulumfasern um die Keimcentren herum. In den Keimcentren selbst war dagegen kaum je eine Faser vorhanden. Das elastische Gewebe war im allgemeinen sparsam vertreten, reichlicher nur in der Kapsel, den etwa vorhandenen Trabekeln und in den Gefäßadventitien. Sonst war es ziemlich gleichmäßig, aber sparsam im ganzen Reticulum verteilt, etwas reichlicher wiederum in den Randsinusbälkchen. In manchen Fällen machte sich auch eine Differenz in der Verteilung desselben innerhalb der Kapsel bemerkbar, nur war hier nicht wie bei den Affen die innere, sondern die äußere Schicht der Kapsel der bevorzugte Sitz des elastischen Gewebes.

Bei einer ausgewachsenen, wie bei einer etwa 4—5 Monate alten Katze lagen die Verhältnisse annähernd ebenso wie bei den Hunden. Die Kapsel war durchschnittlich noch etwas dünner, Trabekel ebenfalls spärlich und schwach. Dagegen war auch hier fast in jedem Reticulumbälkchen eine meist ziemlich starke Faser zu sehen. Eine Ausnahme bildete wiederum das Reticulum der Keimcentren, in dessen Bälkchen die Fasern spärlich, und wenn vorhanden, sehr fein waren. In vielen Schnitten war in den Keimcentren überhaupt keine Faser zu erkennen, während die Reticulumbälkchen deutlich hervortraten. Sonst kamen selten faserlose Bälkchen zu Gesicht, nur hier und da in dem Randsinus der



halbwüchsigen Katze. Stets waren dies solche, die annähernd parallel zur Kapsel verliefen, nie diejenigen, die direkt von der Kapsel bezw. Trabekeln nach dem Parenchym hinzogen. Das elastische Gewebe war noch schwächer entwickelt als beim Hunde, indem es sich nur in der Kapsel, den Trabekeln, der Umgebung der Gefäße sowie in den Randsinusbälkchen vorfand, während sonst im Reticulum elastische Fasern nur selten zu sehen waren.

Bei einem 10—12-tägigen Kätzchen war das Fasernetz ebenfalls schon vollkommen ausgebildet. Selten nur fanden sich Bälkchen, in denen keine Fasern wahrzunehmen waren. Dagegen waren die Fasern im allgemeinen sehr fein,  $\frac{1}{2}$ —1  $\mu$  dick, während die Reticulumbälkchen eher noch dicker waren wie bei den ausgewachsenen Tieren. Daher war es hier sehr leicht, vielfach an Querschnitten die Lage der Fasern innerhalb der Bälkchen festzustellen. In den Keimcentren waren Fasern nur in der Umgebung der Kapillaren gelegentlich zu sehen, während die Cirkulärfasern überall bereits deutlich ausgebildet waren. Die dünne Kapsel sowie die Trabekeln waren sehr zellreich, enthielten aber nur eine spärliche Menge ebenfalls meist feiner Fasern. Elastisches Gewebe war nur in der Kapsel und den Trabekeln in minimaler Menge vorhanden, auch kamen hier und da in dickeren Randsinusbälkchen einzelne elastische Fasern vor. Sonst war weder im Reticulum der Sinus noch des Parenchyms elastisches Gewebe zu finden. In dem der Kapsel anhaftenden lockeren Bindegewebe dagegen waren elastische Fasern reichlich und deutlich gefärbt.

Vom Rind wurden ebenfalls mesenteriale und Halslymphknoten untersucht. Entsprechend ihrer sehr beträchtlichen Größe war auch die Kapsel 100  $\mu$  und darüber dick. Trabekel waren reichlich vorhanden, sie fanden sich fast in jedem Lymphsinus. In fast allen Reticulumbälkchen fanden sich wohlausgebildete, ziemlich starke Fasern, nur in den Keimcentren waren wiederum keine vorhanden. Die Fasermaschen waren vielfach sehr eng. Das elastische Gewebe war in der Kapsel und den Trabekeln reichlich ausgebildet, ebenso in den Bälkchen, die mit diesen in direktem Zusammenhange standen, während es sonst nur spärlich vertreten war. In der Kapsel und den Trabekeln fanden sich reichliche Mengen von glatten Muskelzellen, die in den Trabekeln sogar die Hauptmasse ausmachten. In den letzteren war es besonders schön zu sehen, wie die Bindegewebsfasern stark geschlängelt, die elastischen Fasern dagegen fast vollkommen gerade verliefen. Fettzellen, einzeln sowohl wie zu kleinen Träub-

chen vereinigt, waren in allen untersuchten Lymphknoten vorhanden, wenn auch nicht in großen Mengen.

Sehr reichlich fanden sie sich dagegen in den Lymphknoten des Schweines. In diesen waren überhaupt große Abschnitte nicht mehr als lymphatisches Gewebe zu erkennen, indem Lymphocyten fast ganz fehlten und außer den Fettzellen nur ein sehr feinmaschiges Faserwerk mit äußerst spärlichen Zellen vorhanden war. An diesen Stellen war ein protoplasmatischer Ueberzug der Fasern nicht nachzuweisen. An den Stellen aber, die unverändertes Lymphknotengewebe zeigten, war keine Abweichung von den bei anderen Tieren beschriebenen Bildern zu finden.

Von Nagetieren wurden Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte und Maus untersucht. Sie zeigten im allgemeinen keine wesentlichen Unterschiede. Beim Kaninchen war die Kapsel meist sehr dünn, etwa 10—15  $\mu$  stark, Trabekel fehlten entweder vollständig oder es waren nur wenige, feine und kurze vorhanden. Auch sonst fanden sich Bindegewebsanhäufungen nur spärlich um die größeren Gefäße. Dagegen waren in fast allen Reticulumbälkchen mitteldicke Fasern vorhanden. Da die Bälkchen teilweise ziemlich dick waren, gelang es auch im Parenchym nicht selten, die Protoplasmahülle der Fasern zu sehen. Das Fasernetz war im allgemeinen sehr dicht, auch in den Keimcentren fanden sich ziemlich regelmäßig, wenn auch spärlich, Reticulumfasern. Elastisches Gewebe fand sich in der Kapsel, in der Umgebung der Gefäße und in den Randsinusbälkchen in geringer Menge, im übrigen Reticulum war fast nichts aufzufinden. Bei fast allen untersuchten Lymphknoten war die Marksubstanz gegenüber der Rinde stark ausgebildet, die Sinus im allgemeinen weit, wenn auch teilweise sehr zellreich. In der Rindensubstanz waren fast immer deutliche Keimcentren vorhanden, um welche die Fasern schön konzentrisch angeordnet waren. Auch die Abgrenzung des Parenchyms gegen die Sinus durch ein dichtmaschigeres Faserwerk war meist deutlich ausgesprochen.

In einzelnen Lymphknoten gerade des Kaninchens war die Lymphe in feinen Bälkchen geronnen, die vielleicht Reticulumbälkchen hätten vortäuschen können. Indessen ließen sie sich leicht einerseits von den Zellen und Reticulumbälkchen abgrenzen, andererseits auch leicht durch die Färbung unterscheiden. Bei der Färbung nach MALLORY-STÖHR blieben sie gänzlich farblos, während das Protoplasma und damit auch die Umhüllung der Reticulumfasern stets einen blaßblauen Ton annahmen. Ebenso wurden sie

bei Färbung mit Rubin-Orange goldgelb, während das Protoplasma sich orange bis rot färbte.

Beim Meerschweinchen war die Kapsel durchschnittlich um ein wenig dicker als beim Kaninchen, indem vielfach kleine Fetträubchen in sie eingelagert waren. Trabekel fehlten meist vollständig. Die Reticulumfasern waren zumeist feiner als beim Kaninchen, in vielen Reticulumbälkchen fehlten sie ganz. Dagegen war das elastische Gewebe in größerer Menge vertreten; in fast allen Randsinusbälkchen, sowie in einem großen Teil der übrigen Reticulumbälkchen fanden sich eine oder mehrere elastische Fasern. Im übrigen war der Bau der Lymphknoten ganz ähnlich wie beim Kaninchen.

Auch bei Ratte und Maus lagen die Verhältnisse nicht wesentlich verschieden. Die Kapsel war sehr dünn, eigentliche Trabekel sowie sonstige größere Bindegewebsanhäufungen fehlten. Fasern sind ebenfalls nicht in allen Reticulumbälkchen vorhanden. Stark dagegen ist das elastische Gewebe entwickelt, noch etwas mehr wie beim Meerschweinchen. Nicht nur, daß in der Kapsel und den stärkeren Reticulumbälkchen zahlreiche elastische Fasern vorkommen und teilweise zierliche Netzchen bilden, sind sie an manchen Stellen so entwickelt, daß sie einmal die Abgrenzung des Parenchyms gegen die Sinus mit bilden helfen, andererseits annähernd parallel zwischen den einzelnen Rindenknoten hinziehend die fehlenden Trabekel bis zu einem gewissen Grad ersetzen.

Vom Igel konnten ebenfalls die Lymphknoten verschiedener Exemplare untersucht werden. Die Kapsel war meist von mittlerer Stärke, Trabekel fehlten fast immer. Die Fasern waren in den meisten Bälkchen des Reticulum gut entwickelt, doch fanden sich immerhin eine ganze Reihe von Bälkchen, in denen keine wahrgenommen werden konnten. Das elastische Gewebe war in den meisten Lymphknoten reichlich vorhanden, vor allem fanden sich größere Mengen in der Kapsel und den Adventitien der größeren Gefäße. Auch waren elastische Fasern in vielen Reticulumbälkchen, einzeln oder zu mehreren, stets zu finden. In verschiedenen Lymphknoten fanden sich auch vereinzelte Fettzellen.

Schließlich hatte ich noch einige Lymphknoten von *Vespertilio murinus* und *Plecites auritus* zur Verfügung. Bei den ersteren war die Kapsel relativ dick, 20—30  $\mu$ , während sie bei den Mesenteriallymphknoten der letzteren dünner war und nur aus 1—2, selten mehr, mittelstarken Bindegewebsfasern bestand. Zwischen den einzelnen Rindenknoten fehlten sowohl Trabekel, als auch die an ihrer Stelle sonst wohl vorhandenen, von der Kapsel



aus bis tief in die Marksubstanz hineinziehenden stärkeren Reticulumfasern. Die Rindenknoten waren lediglich durch das Reticulum der Lymphsinus von einander getrennt. In vielen Reticulumbälkchen waren, wenn auch feine, Fasern nachzuweisen, in einer großen Zahl dagegen fehlten sie. Um so stärker war das elastische Gewebe entwickelt. Bei *Vespertilio* fanden sich in der Kapsel eine so reichliche Menge teilweise sehr starker elastischer Fasern, daß beinahe der Anschein erweckt wurde, als ob die Kapsel nur aus elastischem Gewebe bestände. Auch in den Reticulumbälkchen waren elastische Fasern reichlich vorhanden. Ebenso war bei *Plecotes* fast die ganze Kapsel von hier allerdings sehr feinen elastischen Fasern eingenommen. Auch in fast allen Reticulumbälkchen fanden sich feinste elastische Fäserchen, jedenfalls in viel größerer Zahl als Bindegewebsfasern.

### C. Vergleichung der Befunde mit denen früherer Untersucher.

Es fragt sich nun, wie wir uns nach den angeführten Befunden den Bau des Reticulum zu denken haben. Unzweifelhaft scheint mir zunächst bewiesen, daß ein mehr oder minder vollständiges Netz von Fasern in den Lymphknoten, und zwar sowohl in den Lymphsinus wie im Parenchym, vorhanden ist. Es muß also den Forschern, die das Vorhandensein eines solchen behaupteten, von HENLE an bis auf HÖHL vollständig recht gegeben werden. Eine andere Frage aber ist es, ob man dieses Fasernetz als das Wesentliche des retikulierten Gewebes ansehen muß und ob man die Deutung, die RANVIER u. A. den fixen Gewebszellen gegeben haben, annehmen muß, daß nämlich die Zellen die Fasern nur nach Art eines Endothels umkleideten. Die andere Deutung, die von den Betreffenden bekämpft wird, wäre die, daß die Fasern, da sie stets von Protoplasma umgeben seien, als Bestandteile der anastomosierenden Zellen zu betrachten sind. Auch HÖHL hat diese Frage bereits aufgeworfen. Er kommt aber zu dem Schluß, die RANVIER'sche Auffassung als zu Recht bestehend anzusehen, da zwar in den Lymphknoten die Fasern stets von Protoplasma eingehüllt seien, in anderen Organen aber, z. B. in der Leber, das Fasernetz keineswegs an eine Zellhülle gebunden sei.

Demgegenüber sind nun doch verschiedene Einwürfe möglich. Zunächst liegt der Gedanke nicht fern, daß, wie schon oben be-



merkt, es durchaus noch nicht feststeht, daß die Fasersysteme in den verschiedenen Organen wirklich übereinstimmende Gebilde sind. Wie lange ist z. B. nicht die Neuroglia als ebenfalls Netze bildendes Gewebe dem Reticulum der lymphoiden Organe homolog gesetzt worden, ganz besonders auch wegen ihrer Zusammensetzung aus Zellen und Fasern. Andererseits ist es mir auch noch nicht gelungen, mit den für das Reticulum brauchbaren Färbemethoden die Gitterfasern der Leber darzustellen. Wenn aber wirklich einmal eine distinkte Färbung der Gitterfasern sich ermöglichen läßt, so ist es nicht ausgeschlossen, daß auch an ihnen sich eine Protoplasmahülle findet, zu deren Darstellung die Metallimprägnationen nicht verwertbar sind.

Auch ein Teil meiner Befunde spricht gegen die Richtigkeit der RANVIER'schen Ansicht. Zunächst findet man fast in jedem Lymphknoten Reticulumbälkchen, in dem einen mehr, in dem anderen weniger, in denen sich keine Fasern färberisch differenzieren lassen. Daß es sich in diesen Fällen nicht um Färbefehler handelt, geht wohl daraus hervor, daß erstens solche Bälkchen in fast allen Schnitten gefunden werden können, zweitens, daß vielfach in direkt anstoßenden Bälkchen die Fasern deutlich gefärbt erscheinen. Ferner ist es auffallend, daß es weder nach MALLORY-STÖHR noch nach HANSEN gelingt, in den Keimcentren eine größere Zahl von Fasern sichtbar zu machen. Und doch besteht auch in diesen ein Netz von anastomosierenden Zellen, wie vielfach beschrieben worden ist und ohne große Mühe an hinreichend feinen Schnitten gesehen werden kann.

Meiner Ansicht nach handelt es sich um neugebildete Bälkchen, in denen es noch nicht zur Faserbildung gekommen ist. Dafür, daß die Ausbildung der Bälkchen der Faserbildung vorangeht, sprechen unter anderen die Befunde beim Kind und beim jungen Kätzchen. Beim ersteren war unzweifelhaft ein weit größerer Prozentsatz der Reticulumbälkchen faserfrei oder doch jedenfalls nicht deutlich faserhaltig als beim Erwachsenen. Bei der jungen Katze war ja allerdings das Fasernetz schon ungefähr in derselben Ausdehnung gebildet wie bei der ausgewachsenen, aber die Fasern waren durchschnittlich sehr erheblich feiner. Sicher tritt die Bildung der elastischen Fasern sehr viel später ein wie die Bälkchenbildung, denn in den erwähnten Präparaten war noch so gut wie nichts von elastischem Gewebe zu sehen, während es sich doch sowohl beim Menschen wie bei der Katze in ausgebildeten Lymphknoten vorfindet, wenn auch nicht gerade reichlich.

Vor allem aber, wenn man erwägt, wie das retikulierte Gewebe entsteht, wird es sehr wenig wahrscheinlich, daß die fixen Zellen des Reticulum als Endothelien aufzufassen sind. Selbst von Autoren, die bei ausgewachsenen Tieren einen faserigen Aufbau des Reticulum annehmen, wird zugegeben, daß es beim Embryo ganz oder teilweise aus anastomosierenden Zellen besteht. Leider konnte ich mir selbst keine passenden Säugetierembryonen verschaffen. Doch untersuchte ich die Milz einer etwa 8 cm langen Axolotllarve. In dieser fand sich ein wohl ausgebildetes, aus anastomosierenden Zellen aufgebautes Reticulum, in dem es auf keine Weise gelang, irgend welche Fasern darzustellen. Andererseits gelang es in der Milz eines ausgewachsenen Salamanders leicht, starke Fasern zu färben, die von einer hier sehr leicht sichtbaren, dicken Protoplasmahülle umgeben waren. Ein wesentlicher Unterschied ist nun zwischen den Geweben von Axolotl und Salamander kaum anzunehmen. Wie soll man sich aber den Uebergang eines protoplasmatischen Zellnetzes in ein Fasernetz mit angelagerten Endothelien vorstellen? Nach der einen Ansicht sollen die Bindegewebsfasern extracellulär in der Grundsubstanz entstehen. Soll alsdann das ursprünglich vorhandene Zellnetz sich auflösen und seine Zellen, zu Endothelien umgewandelt, die Fasern umfassen? Nach der anderen Ansicht, die wesentlich durch die Untersuchungen FLEMMING's (1897) und SPULER's (1896) gestützt wird, sollen die Bindegewebsfibrillen innerhalb der Zellen und Zellausläufer, wenn auch vielleicht nur in bestimmten Abschnitten derselben entstehen. Bei Annahme dieser Entstehungsweise der Reticulumfasern könnte das ursprünglich vorhandene Zellnetz auch weiterhin die Fasern umkleiden. Dann aber dürfte man doch auch berechtigt sein, die Fasern als Bestandteile der Zellen anzusprechen. Möglich wäre immer noch, daß im Alter oder in pathologischen Fällen das Protoplasma der Zellausläufer teilweise zu Grunde ginge, so daß auch nackte Fasern vorhanden wären. Dem aber steht gegenüber, daß fast stets ein wenn auch nur kleiner Teil der Reticulumbälkchen faserfrei bleibt, so daß jedenfalls nicht das ganze Reticulum von Fasern gebildet wird; daß aber Zellen, die anastomosieren, Netze bilden, zu den Endothelien gerechnet werden, dürfte wohl kaum allseitige Zustimmung finden.

Auch die Thatsache, daß sich in den Keimcentren nur selten und spärlich Fasern finden, dürfte sich damit erklären lassen, daß das Reticulum derselben wesentlich aus neugebildeten Bälkchen besteht. Wie von vielen Seiten angegeben ist, finden sich ja in den Keimcentren unzweifelhaft Mitosen der Reticulumzellen. Ja

nach Ansicht mancher Autoren wären die Lymphocyten Abkömmlinge dieser in lebhafter Teilung begriffenen fixen Gewebszellen. Aber selbst wenn man diese bisher noch keineswegs allseitig anerkannte Ansicht für richtig halten will, so ist es doch sehr wahrscheinlich, daß in den Keimcentren auch fixe Zellen neugebildet werden und daß demgemäß das Reticulum hier aus jungen Elementen zusammengesetzt ist, in deren Bälkchen sich noch keine Fasern differenziert haben. Durch eine starke Neubildung von Reticulumelementen läßt sich auch die konzentrische Schichtung der bereits vorhandenen Fasern um die Keimcentren leicht erklären. Denn sonst würde die verhältnismäßig geringe Vergrößerung der Maschen eines von vornherein vorhandenen Reticulum kaum hinreichen, um eine solche Anordnung der umgebenden Reticulum-schichten zu bedingen.

Eine weitere Schwierigkeit für die Auffassung der fixen Reticulumzellen als Endothelien ergibt sich noch aus dem Vorhandensein der elastischen Fasern innerhalb der Zellausläufer, und zwar ebenfalls, ob man die Entstehung derselben in die Inter-cellular-substanz verlegt oder in die Zellen selbst. Für letzteres tritt vor allem GARDNER (1896) ein. Das elastische Gewebe bildet sich nach ihm ebenfalls in anastomosierenden Zellen und tritt während des Wachstums nicht in die extraprotoplasmatische Substanz heraus. Später allerdings gehen die Bildungszellen zu Grunde, so daß die elastischen Fasern frei werden, ähnlich wie die fibrillären Bindegewebsfasern. Die letztere Angabe scheint allerdings mehr für eine nachträgliche Umkleidung der elastischen Fasern in den Lymphknoten durch Endothelien zu sprechen. Indessen sind die Befunde GARDNER's im Unterhautbindegewebe u. s. w. gemacht worden, wo allerdings bisher keine Hülle um die elastischen Fasern nachgewiesen ist, ebensowenig wie um die Bindegewebsfasern, und wo das elastische Gewebe schon im embryonalen Stadium auftritt. In den Lymphknoten aber liegen die Verhältnisse doch insofern anders, als selbst beim Neugeborenen, wie schon oben gesagt, das elastische Gewebe noch so gut wie gar nicht entwickelt ist, während es bei ausgewachsenen Individuen derselben Art stets, wenn auch in verschiedener Mächtigkeit, vorhanden ist. Man müßte dann also noch ein zweites Netz von anastomosierenden Zellen annehmen, das nach Ausbildung der elastischen Fasern zu Grunde ginge, während diese dann von den Endothelien unlagert würden. Von einem derartigen zweiten Netzwerk ist aber in den Lymphknoten nichts zu finden. Sehr viel einfacher ist nach allem wohl die Annahme, daß die elastischen Fasern ebenso wie die Binde-



gewebfasern innerhalb des einmal vorhandenen Zellnetzwerkes gebildet werden, und daß in den Lymphknoten die Bildungszellen auch fernerhin erhalten bleiben, nicht wie an anderen Stellen zurückgedrängt werden bzw. vollständig schwinden.

Nach allem betrachte ich das Reticulum der Lymphknoten als ein Netzwerk von verzweigten, anastomosierenden Zellen. In den weitaus meisten Zellen bzw. Zellausläufern differenziert sich ein Teil des Protoplasmas zu Fasern, die denen des fibrillären Bindegewebes nahe stehen<sup>1)</sup>. Späterhin werden auch in dem Zellprotoplasma in mehr oder minder großer Ausdehnung elastische Fasern ausgebildet.

Den Reticulumzellen müssen auch die speciell als Endothelien bezeichneten Gebilde zugerechnet werden, die in Form meist platter, länglicher Zellen mit ovalem Kern die Lymphsinus auskleiden. Ihr ganzes Aussehen sowie ihre Lagebeziehung zu den Fasern unterscheidet sie in nichts von den übrigen Reticulumzellen. Auch ist es vielfach nicht schwer, sich von dem direkten Zusammenhang der fixen Zellen sowohl der Lymphbahnen wie des Parenchyms mit den sogenannten Endothelien zu überzeugen. Schon HIS, TH. SCHMIDT u. A. haben auf diesen Zusammenhang hingewiesen. Von neueren Untersuchern ist es vor allem SAXER, der auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Thatsachen dafür eintritt, daß diese Endothelien genetisch nur platte Bindegewebs- bzw. Reticulumzellen darstellen.

Der wichtigste Grund für die Auffassung dieser Zellen als Endothelien ist der Umstand gewesen, daß es nach von RECKLINGHAUSEN und RANVIER gelingt, an den Trabekeln und der Innenfläche der Kapsel, sowie an der Oberfläche der Rindenknoten die Grenzen dieser Zellen mit Silbernitrat zu schwärzen. Diese Schwärzung der Zellgrenzen führte man früher auf eine besondere Kittsubstanz zurück, die besonders die Fähigkeit haben sollte, das Silber festzuhalten. Neuerdings ist man aber doch mehr und mehr von der Annahme einer derartigen Kittsubstanz zurückgekommen. Man nimmt vielmehr an, daß die Endothelien oder

1) Zu derselben Ansicht über den Bau des Reticulum ist WEIDENREICH (1901) bei seinen Untersuchungen über die Blutlymphdrüsen gekommen. Er sagt: „Die Reticulumzellen besitzen nämlich die Fähigkeit, in ihrem Protoplasma feinste Fibrillen zu differenzieren, ohne aber von dieser Eigenschaft in allen Fällen Gebrauch zu machen.“ (Im Original gesperrt gedruckt.)



besser platten Epithelien durch feinste, mit Gewebsflüssigkeit gefüllte Spalten getrennt seien und nur durch Interellularbrücken mit einander in Verbindung ständen. In den feinen Spalträumen würde nun das Silber mechanisch am energischsten zurückgehalten. Ganz ähnlich liegen aber auch die Verhältnisse bei den Reticulumzellen, welche die Trabekel, Kapsel und das Parenchym von den Lymphbahnen abgrenzen, da sie hier sehr zahlreich sind, wie ja auch das dichte Faserwerk an diesen Stellen zeigt, so daß auch zwischen ihnen nur feinste Spalten übrig bleiben. Diese sind nur an den Stellen unterbrochen, wo die Ausläufer benachbarter Zellen mit einander in Verbindung treten. In diesen Spalträumen kann aber das Silber ebensogut mechanisch festgehalten werden wie in denen zwischen platten Epithelien. Eine Unterstützung findet diese Erklärung der Silberzeichnung an den genannten Stellen noch durch eine Angabe RANVIER's selbst, daß nämlich die Endothelzeichnung nicht ganz vollständig sei. Auch in der dazugehörigen Zeichnung finden sich hier und da Stellen, wo die schwarzen Linien unterbrochen sind. Es würden dies eben die Stellen sein, wo zwei Zellen mit einander in Verbindung stehen.

Es fragt sich nun, ob die entwickelte Ansicht vom Bau des reticulierten Gewebes in den Lymphknoten sich mit den Befunden früherer Untersucher in Einklang bringen läßt, bzw. wie sich die abweichenden Ansichten erklären lassen.

Zunächst wäre zu bemerken, daß die Befunde von BIZZAZERO, RANVIER und HÖHL mit den meinigen fast völlig übereinstimmen. Eine Differenz besteht wesentlich, wie vorher ausgeführt, nur über die Natur der die Faser einschließenden Zellen. Am weitesten dürfte die Beschreibung, die HÖHL vom Reticulum giebt, der meinigen entsprechen, auch insofern, als HÖHL ebenfalls die elastischen Fasern desselben beschreibt. Ferner läßt HÖHL es unentschieden, ob die fixen Zellen des retikulierten Gewebes wirklich als Endothelien aufzufassen seien. Daß HÖHL diejenigen Reticulumbälkchen entgangen sind, die keine Fasern enthalten, ist leicht erklärlich, da er zumeist an Präparaten gearbeitet hat, die der Trypsinverdauung unterworfen waren, während die Untersuchung gewöhnlicher Paraffinschnitte nur zu dem Zwecke angestellt wurde, nachzuweisen, daß das durch Verdauung dargestellte Faser-netz kein Kunstprodukt, sondern von vornherein vorhanden sei.

Aber auch zwischen den Befunden der übrigen Autoren und den hier dargestellten läßt sich eine Uebereinstimmung erzielen, obwohl doch die einen das Reticulum als zellig, die anderen als faserig angesprochen haben. Diese Differenzen lassen sich nämlich

durchweg auf die angewandten Untersuchungsmethoden zurückführen. Schon HÖHL hat darauf hingewiesen, daß es z. B. E. DEMOOR bei den angewandten Färbungen, Safranin und Hämatoxylin-Eosin nicht gelingen konnte, die Fasern des reticulierten Gewebes sichtbar zu machen. Ebenso läßt sich bei allen anderen, die an feinen Schnitten und mit den üblichen Färbemethoden arbeiteten, leicht erklären, daß sie zu der Ansicht eines rein zelligen Reticulum kommen mußten. Ueberdies verwandten die meisten, die in dieser Weise untersuchten, ganz junge Tiere oder gar Embryonen, und so mußten ihnen die Fasern um so eher entgehen, als bei jungen Individuen, wie ich wenigstens bei der Katze gefunden habe, die Reticulumfasern durchschnittlich außerordentlich fein und außerdem spärlicher wie beim ausgewachsenen Tiere sind.

Umgekehrt mußten diejenigen Untersucher, die mit Hilfe der Verdauungsmethoden oder wie HENLE mit verdünnter Kalilauge den Bau des Reticulum erforschen wollten, zu der Ansicht gelangen, daß dasselbe sich aus Fasern zusammensetze. Denn auf beide Weisen wird das Zellprotoplasma zerstört, während die Fasern sich resistent erweisen. Da nun die Anzahl der faserlosen Bälkchen relativ gering ist, die Fasern andererseits untereinander zusammenhängen, so erhält man mit diesen Methoden ein Netzwerk, das vollkommen ausreichend erscheint, das eigentliche Grundgewebe, das Reticulum der Lymphknoten darzustellen. Durch die angewandten Methoden erklärt sich auch die Angabe HENLE's u. a., daß in dem Centrum der Follikel das Netzwerk meist fehle, da ja in den Keimcentren Fasern nur selten auftreten. Das hier rein zellige Reticulum wird eben durch die Kalilauge vollständig zerstört. Auch giebt z. B. TH. SCHMIDT, der die Pinselmethode angewandt hat, an, daß die von Fasern durchzogenen Teile des Reticulum gegen den Pinsel widerstandsfähiger sind wie die rein zelligen Abschnitte desselben.

Gewissermaßen eine Mittelstellung nimmt das Ausschütteln der Schnitte in Flüssigkeiten sowie die His'sche Pinselmethode ein. Je nach der Intensität der Anwendung sowie auch nach dem jeweiligen Zustand des Lymphknotens, wohl auch nach dem Alter des betreffenden Individuums wird man alle Uebergänge vom zelligen zum rein faserigen Reticulum erhalten können. Und in der That ist von denjenigen, die diese Methoden angewandt haben, das reticulirte Gewebe in der verschiedensten Weise beschrieben worden. Selbst in Schnitten desselben Lymphknotens soll es teils faserig, teils zellig sein. So giebt z. B. HIS an, daß in dem Lymphsinus wesentlich Zellnetze, im Parenchym wesentlich Fasernetze

vorhanden wären. Dies ist leicht dadurch erklärlich, daß zur Darstellung des Reticulum im Parenchym bei der großen Menge von Lymphocyten ein energischeres Auspinseln notwendig ist wie in den meist relativ zellarmen Lymphsinus. Auch die häufig wiederkehrende Angabe, daß im jugendlichen Reticulum sich reichlich Kerne in den Bälkchen fänden, während sie im Alter mehr und mehr schwänden, ist nicht schwer zu deuten. Da die Fasern in der Jugend fein sind, tritt bei vorsichtigem Auspinseln der zellige Charakter des Reticulum in den Vordergrund. Im Alter nehmen dagegen die Fasern meist fast die ganze Dicke des Reticulum-bälkchens ein, die zarte Protoplasmahülle wird leicht abgestreift oder auch übersehen und die Kerne liegen dann den Fasern nur noch an oder werden gleichfalls mit abgepinselt. Nur an besonders günstigen Stellen, wo ein Kern zwischen mehreren Fasern liegt, von diesen gewissermaßen festgehalten wird, bleibt er auch bei kräftigem Auspinseln erhalten und scheint dann in einem etwas verbreiterten Knotenpunkte des Netzwerks zu liegen. Bei jugendlichen Individuen würde demnach das ganze Bälkchen, bei älteren nur die eigentliche Faser als Bestandteil des Reticulum angesehen worden sein. Auf diese Weise fällt auch der Widerspruch dieser Angaben gegen die Befunde von DEMOOR, der eine merkbare Abnahme der Zahl der Reticulumzellen selbst bei sehr alten Individuen (12-jährige Katze) entschieden in Abrede stellt.

Am schwierigsten läßt sich die Beschreibung, die RIBBERT u. a. vom Bau des Reticulum geben, mit meinen Befunden in Einklang bringen. RIBBERT hält zwar auch das Reticulum für zellig; die in den Knotenpunkten des Netzes liegenden Kerne sind klein, eckig oder spindelig und färben sich intensiv, während die sehr zarten Zellfortsätze von großkernigen Endothelien umgeben sind, die sich oft nur schwer von den ersteren abgrenzen lassen. Derartige kleinere, stark färbbare Kerne habe ich zwar auch nicht selten in den Reticulumzellen gefunden, sie aber für Funktions- bzw. Degenerationerscheinungen gehalten. Stets habe ich in solchen Fällen aber auch den direkten Zusammenhang mit den größeren, von RIBBERT als Endothelien angesprochenen Zellen zu sehen geglaubt. Möglich wäre es, daß die von RIBBERT angewandte Färbung mit konz. Vesuvin hier und da, ebenso wie auch z. B. die Rubin-Orangefärbung die Fasern in etwas anderem Farbton hervortreten läßt wie das Protoplasma, und daß dabei eine Abgrenzung derselben gegen kleine, protoplasmaarme Reticulumzellen nicht erfolgen kann, während sie gegen die größeren, protoplasmareichen sich ermöglichen läßt.



Schließlich würde noch die Frage zu erörtern sein, in welcher Beziehung die Fasern des Reticulum zu den Bindegewebsfasern stehen. Sie einfach dem fibrillären Bindegewebe zuzurechnen, wie es von vielen Seiten geschehen ist, scheint aus verschiedenen Gründen nicht angängig. Einmal ist es mir nicht gelungen, eine wirklich fibrilläre Struktur selbst der dicksten Reticulumfasern nachzuweisen. Dieselben sehen sowohl auf dem Querschnitt wie in der Längsansicht durchweg homogen aus. Nur selten läßt sich eine undeutliche Längsstreifung wahrnehmen. Es kann dies nicht ohne weiteres auf die Fixationsflüssigkeiten geschoben werden. Denn auch an Alkoholpräparaten sowie an frischen oder eingetrockneten Gefrierschnitten ließ sich eine Zusammensetzung aus Fibrillen nicht erkennen. Andererseits konnte an einem Schnitte durch menschliches Bindegewebe, das in ZENKER'scher Flüssigkeit fixiert und nach MALLORY-STÖHR gefärbt worden war, die fibrilläre Struktur der Fasern deutlich wahrgenommen werden. Auf das meist homogene Aussehen der Reticulumfasern ist auch von vielen anderen Untersuchern aufmerksam gemacht worden, während nur wenige, wie HÖHL, die Zusammensetzung der Fasern aus Fibrillen erkennen konnten. Wenn also auch, was keineswegs bestritten werden soll, die Reticulumfasern Fibrillenbündel darstellen, so müssen diese doch in anderer Weise und viel inniger miteinander verbunden sein, als es bei denen des fibrillären Bindegewebes der Fall ist.

Außer dieser morphologischen sind auch noch von verschiedenen Seiten Angaben über eine erhebliche chemische Verschiedenheit zwischen beiden Faserarten gemacht worden. Schon v. KÖLLIKER und nach ihm viele andere haben darauf hingewiesen, daß das retikulierte Gewebe beim Kochen keinen Leim giebt. Sehr genau hat sich MALL mit dem chemischen Verhalten der Bindegewebsarten beschäftigt und dabei nachgewiesen, daß sowohl im Verhalten Säuren wie Alkalien gegenüber Differenzen zwischen dem retikulierten und fibrillären Bindegewebe bestehen, das erstere sogar hier und da ähnliche Reaktionen aufweist wie das elastische Gewebe.

Wenn also demnach eine Gleichstellung des fibrillären und retikulierten Gewebes nicht angängig erscheint, so kann doch andererseits kein allzugroßer Gegensatz zwischen den beiden Faserarten bestehen. So hat STÖHR nachgewiesen, daß bei der Entwicklung der Tonsillen fibrilläres Bindegewebe durch eindringende Lymphocyten in seine Fibrillen aufgesplittert wird und so den Grundstock für Lymphgewebe abgiebt, indem erst später die homogen glänzenden Bälkchen auftreten. Die fixen Zellen des Bindegewebes scheinen demnach instande zu sein, zunächst



fibrilläres und unter veränderten Bedingungen später retikuläres Bindegewebe zu liefern. Andererseits stehen die Fasern des Reticulum nicht nur in ihrem chemischen, sondern auch in ihrem morphologischen Verhalten den elastischen Fasern nahe. Sie treten ebenso wie diese in den verschiedensten Stärken auf und verschmelzen, Netze bildend, miteinander. Auch in Bezug auf die Tinktionsfähigkeit kann das retikulierte Gewebe unter Umständen sich dem elastischen nähern. Die Kreisfasern der kapillaren Venen der Milz, die wohl als besonders angeordnete Reticulumfasern aufgefaßt werden müssen, lassen sich auch mit den üblichen Elastinfärbungen, wenn auch nur bei etwas protahiertem Einwirken, deutlich färben. Für eine derartige Verwandtschaft spricht meines Erachtens auch das gleichzeitige Vorkommen von elastischen und retikulären Fasern in den Reticulumbälkchen der Lymphknoten, vor allem wenn man annimmt, daß beide Faserarten in den Zellen selbst gebildet werden. Ferner aber sind z. B. bei den Chiropteren, bei denen die Reticulumfasern relativ spärlich sind, die elastischen Fasern um so reichlicher entwickelt, so daß es fast den Anschein hat, als ob die beiden Faserarten sich im retikulären Gewebe bis zu einem gewissen Grade ersetzen könnten.

Die vorstehende Auseinandersetzung zeigt, daß die von mir entwickelte Ansicht über den Bau des Reticulum in den Lymphknoten sich im allgemeinen mit den scheinbar vielfach abweichenden Befunden der anderen Untersucher doch wohl in Einklang bringen läßt. Dagegen lassen meine Befunde es nicht zu, daß das von His für die Rindlymphknoten aufgestellte Bauschema ohne weiteres auf alle Säugetiere übertragen wird. Kurz zusammengefaßt läßt sich das His'sche Schema dahin formulieren, daß das Parenchym und die Trabekel je ein vollständiges Maschenwerk bildeten, die sie gegenseitig durchflöchten und dabei überall durch die Lymphsinus voneinander getrennt seien. Demgemäß müßte man, wie es His auch beim Rind gefunden hat, in den Schnitten in den meisten Marksinus den Quer- oder Längsschnitt eines Trabekels finden, mit Ausnahme der Fälle, in denen ein Sinus zufällig parallel dem Trabekel angeschnitten ist. Ebenso müßten zwischen den Rindenknöten häufig Trabekel angetroffen werden.

Vollständig diesem Schema entsprechend habe ich indessen nur die Lymphknoten eben des Rindes angetroffen, ebenso waren dies die einzigen, in deren Kapsel und Trabekeln ich mit Sicherheit glatte Muskelzellen nachweisen konnte. Ähnlich lagen die Verhältnisse noch beim Menschen, den Affen und den Raubtieren, doch fehlten bei diesen vielfach eigentliche Trabekel, die durch mehrere

stärkere, parallel ziehende Reticulumbälkchen ersetzt waren. Auch waren Teilungen der Trabekel und Anastomosen seltener, vielfach splitterten sie sich einfach in das Reticulum auf, so daß in den Marksinus relativ häufig nur Reticulumbälkchen vorhanden waren. Noch weniger ausgebildet war das Trabekularsystem bei den Nagern, sowie beim Igel. Relativ selten fanden sich überhaupt Trabekel und diese verloren sich meist nach ganz kurzem Verlauf im allgemeinen Reticulum. Meist verliefen nur mehrere stärkere Reticulumbälkchen von der Kapsel aus zwischen die einzelnen Rindenknotten, um dann in der Marksubstanz mit dem Reticulum der Sinus in Verbindung zu treten. Gar keine Trabekel, ja auch keine Andeutung derselben durch die parallel verlaufenden Reticulumbälkchen waren bei den Chiropteren vorhanden. Bei diesen waren Rindenknotten wie Markstränge nur durch das Reticulum der Sinus voneinander getrennt. Da indessen nur wenige Lymphknoten untersucht wurden, soll nicht in Abrede gestellt werden, daß doch bei anderen auch Trabekel vorkommen könnten, wie überhaupt die Lymphknoten selbst desselben Tieres keineswegs immer völlig übereinstimmend gebaut sind.

In der Litteratur finden sich nur wenige Angaben, nach denen das His'sche Schema nicht als durchweg gültig anerkannt wird. So zuerst die von CHIEVITZ, der speziell beim Menschen ebenfalls gefunden hat, daß kein allgemeines Trabekelnetzwerk besteht, sondern daß vor allem in der Marksubstanz viele Sinus keine Trabekel beherbergen. Ferner läßt auch v. SCHUMACHER das His'sche Schema nur für die Lymphknoten der Wiederkäuer gelten. Für Mensch, Affe, Katze u. s. w. stellt er es dagegen folgendermaßen dar: „Zwischen den Rindenknotten keine Lymphsinuse, der diesen entsprechende Raum ausgefüllt durch ein Zwischengewebe, eigentliche Trabekel fehlen fast ganz.“ Dieses Zwischengewebe, das aus großen, protoplasmareichen, eng zusammenliegenden Zellen besteht, hängt einerseits mit dem Trabekulargewebe, andererseits mit dem Reticulum der Lymphbahnen zusammen. v. SCHUMACHER hält diese Zellmassen für ein besonderes Gewebe. Diese Annahme ist indessen wohl nicht notwendig, sondern es handelt sich wohl nur um sehr zahlreiche, vergrößerte und deshalb eng zusammenliegende Reticulumzellen. Dafür spricht vor allem die Angabe, daß sie mit den Trabekeln wie mit dem Reticulum in Zusammenhang stehen. Ferner schreibt ihnen v. SCHUMACHER einen großen, hellen Kern zu und hat auch in den Zellen Pigment und Lymphocyten gefunden. Die Eigenschaft der Phagocytose kommt aber nach v. SCHUMACHER selbst sehr wesentlich den Reticulumzellen

zu. Daß v. SCHUMACHER die Zellen nicht in Kontinuität fand, dürfte sich leicht dadurch erklären lassen, daß bei Vergrößerung der Zellen nicht auch die Verbindungsbrücken breiter werden müssen, und in dem Falle dürfte es schwer sein, den vorhandenen Zusammenhang der Zellen auf dem Schnitt gerade zu Gesicht zu bekommen. Wenn also auch in der Auffassung dieser Zellmassen, die auch in meinen Präparaten verschiedentlich zu sehen waren, eine Differenz zwischen v. SCHUMACHER und mir besteht, so ist doch eine Uebereinstimmung gerade dahin vorhanden, daß ein vollständiges Trabekularmaschenwerk nur den Wiederkäuern zukommt.

Dagegen wäre noch die Frage offen, ob trotz der Unterschiede im einzelnen nicht doch ein allgemeiner Bauplan der Lymphknoten aufgestellt werden kann. Es scheint dies wohl möglich zu sein, nur muß dann zunächst mit der Ansicht gebrochen werden, als ob Reticulum und Trabekel wesentlich verschiedene Gebilde seien, als ob die Trabekel dem fibrillären Bindegewebe zuzurechnen seien. Nun ergibt sich aus den Untersuchungen von MALL, daß die Trabekel unmöglich dem „collagenen“ Gewebe angehören können, da nach Entfernung der Kapsel, die ebenfalls nur minimale Spuren von fibrillärem Bindegewebe enthält, die Lymphknoten beim Kochen keinen Leim mehr liefern. Auch nach den eigenen Untersuchungen muß ich die in den Trabekeln und der Kapsel vorhandenen Fasern mit den Reticulumfasern identifizieren, da sie mit letzteren in direktem Zusammenhang stehen und mit den angewandten Methoden keine fibrilläre Struktur in ihnen erkannt werden konnte.

Als einfachste Form der Lymphknoten würde dann die zu gelten haben, die bei den Chiropteren gefunden wurde. Das ganze Gerüst derselben besteht aus einem annähernd gleichmäßig verteilten Reticulum, das nach außen hin etwas dichter die Kapsel bildet. Im Innern der Lymphknoten nimmt es je nach der Menge der eingelagerten Lymphocyten oder aus anderen Gründen gewisse Formationen an, wie die konzentrische Schichtung um die Keimcentren oder die Verdichtung an der Abgrenzung des Parenchyms gegen die Sinus. In einem fortgeschrittenen Stadium wie beim Igel oder den Nagern ordnet sich das retikulierte Gewebe zwischen den Rindenknoten in parallelen Zügen an, die zunächst noch durch Lymphocyten voneinander getrennt sind und in den Sinus der Marksubstanz in das Reticulum derselben übergehen. Ein weiterer Schritt ist dann der, daß die parallel gerichteten Reticulumzüge vermehrt werden, die zwischen ihnen befindlichen Lymphocyten verschwinden, kurz, ein eigentlicher Trabekel entsteht, der rings von Lymphsinus umgeben nach der Marksubstanz zieht und sich



dort aufsplittert. Für eine derartige Entstehung der Trabekel könnte auch die oft noch sehr reichliche Einlagerung von Lymphocyten in dieselben sprechen. Wenn schließlich in allen Sinus eine derartige enge Zusammenlagerung der Reticulumbälkchen auftritt, so erhalten wir das Bild, das sich in den Lymphknoten des Rindes zeigt.

Ob etwa diese Unterschiede im Aufbau der Lymphknoten im Zusammenhang mit der Größe des Tieres bzw. der Lymphknoten stehen, kann nach dem unvollständigen Material nicht entschieden werden. Ganz unwahrscheinlich ist es nicht, denn die einfachste Struktur findet sich bei den Chiropteren, die ausgebildetste beim Rind, während die übrigen sich annähernd der Größe nach dazwischen einreihen lassen.

Wenn man schließlich noch nach der Bedeutung der Faserbildung in dem Zellnetz des Reticulum fragt, so steht wohl außer Zweifel, daß die Reticulumfasern wesentlich den Zweck haben, dem Gewebe eine erhöhte Resistenz zu verleihen. Einen ähnlichen Zweck mag die Bildung der elastischen Fasern haben, zugleich aber wäre es möglich, daß sie auf den Lymphstrom einen gewissen Einfluß haben, indem sie vermöge ihrer Elastizität den Randsinus, in dessen Reticulum sie ja wesentlich vorkommen, ständig zu verkleinern versuchen.

### Ergebnisse.

1) Das Reticulum der Lymphknoten, sowohl in dem Sinus wie im Parenchym, besteht aus anastomosierenden Zellen.

2) In den bei weitem meisten Zellen bzw. Zellausläufern ist ein Teil des Protoplasmas zu Fasern differenziert, die denen des fibrillären Bindegewebes nahe stehen, aber nicht identisch mit ihm sind. Die Fasern liegen stets innerhalb des Protoplasmas und bilden ebenso wie dieses Netze von größerer oder geringerer Maschenweite.

3) In fast allen Schnitten durch Lymphknoten finden sich Reticulumbälkchen, die keine Fasern enthalten. Bei jungen Individuen ist dies häufiger wie bei ausgewachsenen, auch sind bei ersteren die Fasern meist feiner.



4) In dem Reticulum der Keimcentren sind nur selten Fasern ausgebildet.

5) Außer diesen Reticulumfasern finden sich in den Zellausläufern elastische Fasern, die ebenfalls Netze bilden. Beim Neugeborenen fehlen sie noch fast vollständig. Ihre Menge und ihr Verhalten ist bei den einzelnen Tierarten noch größeren Verschiedenheit unterworfen als das der retikulären Fasern.

6) Die sogenannten Endothelzellen sind nur als plattgedrückte Reticulumzellen aufzufassen. Ebenso bestehen Kapsel und Trabekel größtenteils aus reticulärem Gewebe. Doch muß es vorläufig unentschieden bleiben, ob die Fasern in denselben auch noch von einer Protoplasmahülle umgeben sind oder ob diese verloren geht.

7) Das von HIS für Lymphknoten des Rindes aufgestellte Schema des Trabekulargerüstes hat nur für wenige Tiere Geltung. Es finden sich alle Uebergänge von einem durch den ganzen Lymphknoten hin zusammenhängenden Trabekelnetzwerk bis zu solchen Lymphknoten, in denen die Rindenknoten und Markstränge durch Lymphsinus von einander getrennt sind, ohne daß in diesen auch nur eine Andeutung von Trabekelbildung vorhanden ist.

### Litteratur.

- 1) BILLROTH, TH., Beiträge zur vergleichenden Histologie der Milz. Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrg. 1857, S. 88—108.
- 2) — Ueber die feinere Struktur der medullären Geschwülste. VIRCHOW'S Archiv, 1860, Bd. XVIII, S. 82—99.
- 3) — Zur Struktur der Lymphdrüsen. Zeitschr. wiss. Zool., 1862, Bd. XI, S. 62—64.
- 4) BIZZOZERO, G., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Lymphdrüsen. MOLESCHOTT'S Untersuchungen, 1876, Bd. XI, S. 300—309.
- 5) BÖHM, ALEXANDER, und OPPEL, ALBERT, Taschenbuch der mikroskopischen Technik, 4. Aufl., München 1900.
- 6) BRÜCKE, F., Ueber die Chylusgefäße und die Resorption des Chylus. Denkschriften der kaiserlichen Akademie d. Wiss., Wien 1864, Bd. VI, S. 99—136.

- 7) CARLIER, E. W., Contributions to the histology of the hedgehog. Part. IV: The lymphatic glands. The Journal of Anatomy and Physiology, 1893, Vol. XXVII, p. 354—360.
- 8) CHIEVITZ, J. H., Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen in erwachsenem und fötalem Zustande. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1881, S. 347—370.
- 9) CZERMAK, M., Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammensetzung und Funktion der Lymphknötchen der Darmwand. Arch. f. mikrosk. Anat., 1893, Bd. XLII, S. 581—632.
- 10) DEMOOR, L., Recherches sur la structure du tissu réticulé. Archives de biologie, 1895, T. XIII, p. 1—40.
- 11) DISSE, J., Das retikuläre Bindegewebe. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1897, Bd. VII, S. 9—28.
- 12) FLEMMING, W., Ueber die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. f. Anat., 1897, S. 171—190.
- 13) FREY, H., Ueber die Chylusgefäße der Dünndarmschleimhaut. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1863, Bd. XIII, S. 1—27.
- 14) — Ueber die Lymphbahnen der PEYER'schen Drüsen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1863, Bd. XIII, S. 28—85.
- 15) — Das Mikroskop. 5. Aufl., Leipzig 1873.
- 16) GARDNER, M. M., Zur Frage nach der Histogenese des elastischen Bindegewebes. Sitzungsprotokoll der k. Moskauer naturf. Gesellschaft, Jahrg. 1896, No. 6, cit. nach STIEDA. III. Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Litteratur Rußlands. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 1897, Bd. VII, S. 530.
- 17) GULLAND, C. LOVELL, The development of lymphatic glands. Journal of Pathology and Bacteriology, Vol. II, 1894, cit. nach MARCHAND, Fortschritte der Medizin, 1894, Bd. XII, S. 701—704.
- 18) HANSEMAN, Ein Beitrag zur Entstehung und Vermehrung der Leukocyten. Verhandlungen der anat. Gesellsch., 5. Vers., München 1891, S. 255—258.
- 19) HEIDENHAIN, RUDOLF, Beiträge zur Anatomie der PEYER'schen Drüsen. Arch. f. Anat., 1859, S. 460—480.
- 20) HENLE, J., Zur Anatomie der geschlossenen (lentikulären) Drüsen oder Follikel und der Lymphdrüsen. Zeitschr. f. rat. Med., 1860, dritte Reihe, Bd. VIII, S. 201—230.
- 21) HIS, WILHELM, Beiträge zur Kenntnis der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1860, Bd. X, S. 333—357 u. 1862, Bd. XI, S. 65—86.
- 22) HÖHL, ERWIN, Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Arch. f. Anat., 1897, S. 133—152.
- 23) — Ueber die Natur der cirkulären Fasern der capillaren Milzvenen. Anat. Anz., 1900, Bd. XVII, S. 216—218.
- 24) HOYER, HEINRICH, Beitrag zur Kenntnis der Lymphdrüsen. Arch. f. mikrosk. Anat., 1889, Bd. XXXIV, S. 208—224.
- 25) KÖLLIKER, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 4. Aufl. Leipzig 1863, S. 607—618.

- 26) LEE, A. B., und MAYER, PAUL, Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin 1898.
- 27) LÖWIT, M., Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen. Arch. f. mikrosk. Anat., 1891, Bd. XXXVIII, S. 524—612.
- 28) MALL, F., Das retikulierte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Abhandlungen der math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissensch., 1891, Bd. XVII, S. 299—338.
- 29) MÜLLER, WILHELM, Zur Kenntnis des Baues gesunder und krankhaft veränderter Lymphdrüsen. Zeitschr. f. rat. Med., 1863, dritte Reihe, Bd. XVIII, S. 119—154.
- 30) ORTH, J., Kursus der normalen Histologie, 3. Aufl., Berlin 1884
- 31) RANVIER, Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von NICATI und WYSS. Leipzig 1888.
- 32) RECKLINGHAUSEN, F. v., in STRICKER'S „Handbuch der Lehre von den Geweben“. Leipzig 1871, Bd. I, Kap. 9, „das Lymphgefäßsystem“.
- 33) RENAUT, J., Traité d'histologie pratique, 1888, T. I.
- 34) RIBBERT, Ueber Regeneration und Entzündung der Lymphdrüsen. Beiträge zur path. Anat. und zur allg. Path., 1889, Bd. VI, S. 187—224.
- 35) ROLLET in STRICKER'S „Handbuch der Lehre von den Geweben“. Leipzig 1871, Bd. I, S. 48 ff.
- 36) SAXER, FR., Ueber die Entwicklung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weißen Blutkörperchen. Anat. Hefte, 1. Abt., 1896, Bd. VI, S. 349—532.
- 37) SCHIEFFERDECKER, P., und KOSSEL, A., Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers, Abt. I. Braunschweig 1891.
- 38) SCHMIDT, F. TH., Das follikuläre Drüsengewebe der Schleimhaut der Mundhöhle und des Schlundes bei den Menschen und den Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1863, Bd. XIII, S. 221—302.
- 39) SCHUMACHER, SIEGMUND, Ueber die Lymphdrüsen des *Macacus rhesus*. Arch. f. mikrosk. Anat., 1897, Bd. XLVIII, S. 145—168.
- 40) SPULER, A., Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanz. Anat. Hefte, 1896, 1. Abt., H. 21 (Bd. VII, H. 1), S. 117.
- 41) STÖHR, PHILIPP, Die Entwicklung des adenoiden Gewebes der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift für NÄGELI und KÖLLIKER. Zürich 1891.
- 42) — Lehrbuch der Histologie, 9. Aufl. Jena 1901.
- 43) THOMÉ, RICHARD, Endothelien als Phagocyten. (Aus den Lymphdrüsen von *Macacus cynomolgus*.) Arch. f. mikr. Anat., 1898, Bd. LII, S. 820—842.
- 44) TOLDT, C., Lehrbuch der Gewebelehre, 3. Aufl. Stuttgart 1888.
- 45) WEIDENREICH, FRANZ, Ueber Blutlymphdrüsen. Anat. Anz., 1901, Bd. XX, S. 188—204.

## Figurenerklärung.

### Tafel XI.

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates mit Zeiß Apochromat 2, Kompensationsokular 6 unter Projektion auf den Arbeitstisch gezeichnet, so daß sie etwa einer 1200-fachen Vergrößerung entsprechen.

Fig. 1. Zwei vergrößerte, Pigment enthaltende, und eine kleine Reticulumzelle aus dem Randsinus eines Igellymphknotens unmittelbar an der Kapsel (*a*). Bei *b* liegt ein kleiner Lymphocyt auf einem Reticulumbälkchen. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung mit Hämalaun-Rubin-Orange.

Fig. 2. Reticulumzellen von Cercopithecus aus einem Marksinus. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit. Färbung mit Hämalaun Rubin-Orange.

Fig. 3. Reticulumzellen von jungem Kätzchen mit Fasern. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung nach MALLORY-STÖHR.

Fig. 4. Reticulumbälkchen aus dem Randsinus vom Igel. In Bälkchen *a* undeutliche Blaufärbung, in Bälkchen *b* keine Spur von Faserbildung. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung nach MALLORY-STÖHR mit vorausgeschickter Orangefärbung.

Fig. 5. Reticulumbälkchen vom Menschen mit 2 Faserquerschnitten, von denen der eine den Zusammenhang mit einer in Längsansicht vorhandenen Faser erkennen läßt. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung nach MALLORY-STÖHR.

Fig. 6. Zelle mit Reticulumfasern in Quer- und Längsansicht vom Menschen. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung nach MALLORY-STÖHR.

Fig. 7. Abgrenzung eines Markstranges *a* gegen den Sinus *b* durch Reticulumzellen mit eingelagerter Faser. Aus dem Lymphknoten von Cercopithecus. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung nach MALLORY-STÖHR.

Fig. 8. Reticulumzelle und -bälkchen mit Fasern in Quer- und Längsansicht vom Menschen. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung nach HANSEN, ohne besondere Kernfärbung.

Fig. 9. Elastisches Fasernetz in Randsinusbälkchen vom Igel. Fixation in ZENKER'scher Flüssigkeit, Färbung mit WEIGERT's Resorcin-Fuchsin.

Fig. 10. Reticulumzelle mit elastischer Faser, die bei *a* im Querschnitt getroffen ist. Aus demselben Stück wie Fig. 9.

Fig. 11. Randsinusbälkchen vom selben Stück, 1 Stunde in WEIGERT's Resorcin-Fuchsin, 12 Stunden in der HANSEN'schen Pikro-Fuchsinmischung gefärbt. Zeigt die Lagebeziehung der elastischen (blauen) Fasern zu den eigentlichen (roten) Reticulumfasern.



**Jahresbericht**  
der  
**Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
zu Jena

für das Jahr 1901 erstattet von

**Christian Gänge,**  
d. Z. I. Vorsitzenden.

---

**I. Sitzungen.**

Im Jahre 1901 fanden 12 Gesamtsitzungen mit 13 Vorträgen und 8 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 22 Vorträgen und Demonstrationen statt.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 11. Januar.

Herr AUERBACH: Ueber Sandfiguren.

2. Sitzung am 1. Februar.

Herr ZIEGLER: Ueber Sporozoën und die Malaria.

3. Sitzung am 15. Februar.

Herr F. SCHULZ: Ueber Stoffwechsel bei unzureichender Ernährung.

4. Sitzung am 3. Mai.

Herr WALTHER: Ueber das Vorkommen des Mastodon in Thüringen und Franken.

5. Sitzung am 17. Mai.

Herr WINKELMANN: 1) Ueber die Diffusion des Wasserstoffes durch Palladium.

2) Ueber den sprechenden elektrischen Lichtbogen.

## 6. Sitzung am 7. Juni.

Herr BIEDERMANN: Ueber den Zustand des Kalkes in gewissen tierischen Geweben und Flüssigkeiten.

## 7. Sitzung am 5. Juli.

Herr STRAUBEL: Ueber Erdbeben.

## 8. Sitzung am 19. Juli.

Herr M. MATTHES: Statistisches über die Syphilis.

## 9. Sitzung am 1. November.

Herr HAECKEL: Ueber Natur und Bedeutung der niedersten Organismen.

## 10. Sitzung am 15. November.

Herr PULFRICH: Ueber stereoskopisches Sehen, insonderheit zum Zweck astrophysikalischer Beobachtungen.

## 11. Sitzung am 29. November.

Herr BIEDERMANN: Ueber die Bedeutung von Krystallisationsvorgängen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere.

## 12. Sitzung am 13. Dezember.

Herr KÖHLER: Ueber die Steigerung der Leistungsfähigkeit des Mikroskops durch Verwendung kurzwelligen Lichtes.

## B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde

(Bericht erstattet von Herrn Privatdozent Dr. E. HERTEL).

## 1. Sitzung am 25. Januar.

- 1) Herr GROSS: Ueber luëtische Stenosen des Intestinaltrakts.
- 2) „ RIEDEL: Demonstrationen.
- 3) „ HERTEL: Eine neue Färbung der Hornhautkörperchen.

## 2. Sitzung am 7. Februar.

Herr RIEDEL: Ueber Sanduhrmagen.

## 3. Sitzung am 21. Februar.

- 1) Herr GROHÉ: Ueber Metatarsalfrakturen.
- 2) „ STINTZING: Neurologische Demonstrationen.
- 3) „ BINSWANGER: Ueber Hysterie mit Demonstrationen.
- 4) „ RIEDEL: Demonstrationen.

## 4. Sitzung am 7. März.

- 1) Herr BINSWANGER: Demonstration hysterischer Anästhesien.
- 2) „ WAGENMANN: Ueber hysterische einseitige Amaurose.
- 3) „ BERGER: Ueber Gesichtshallucinationen Erblindeter (Demonstration und Experiment).

## 5. Sitzung am 13. Juni.

- 1) Herr RIEDEL: Demonstration eines Falles von Gelenkneuralgie.
- 2) „ GROBER: Ueber Tetanus chronicus mit Demonstration.
- 3) „ WAGENMANN: a) Exophthalmus pulsans.  
b) Noma der Thränensackgegend und des Lides.  
c) 3 Fälle von Doppelperforation des Auges durch Schußverletzungen.

## 6. Sitzung am 11. Juli.

- 1) Herr RIEDEL: a) Ueber operative Behandlung des Magengeschwürs.  
b) Osteochondritis dissecans.  
c) Aneurysma arteriae popliteae.
- 2) „ STINTZING: Ueber LITTLE'sche Erkrankung.

## 7. Sitzung am 5. December.

- 1) Herr BINSWANGER: Ueber hysterische Skoliose mit Demonstration.
- 2) „ BERGER: Ueber Hirntumoren mit Demonstration.
- 3) „ STROMAYER: Ueber subcorticale illusorische Aphasie.
- 4) „ SOMMER: Ueber Nervenzelldegeneration bei Viraemie.

## 8. Sitzung am 19. December.

- 1) Herr GROSS: Ueber Lymphadénocèle indigène mit Demonstration.
- 2) „ SCHULTZE: Fall von Achsendrehung des Uterus durch einen Ovarialtumor mit Demonstration.
- 3) „ RIEDEL: Demonstration von Achsendrehung  
a) bei einem Netztumor,  
b) bei einem MECKEL'schen Divertikel.

## II. Bibliothekarischer Bericht,

erstattet vom Bibliothekar K. K. MÜLLER.

Zu den Gesellschaften, Redaktionen u. s. w., mit denen die Gesellschaft im Jahre 1900 Tauschverkehr unterhielt, kamen im Jahre 1901 keine neuen hinzu.

Der Tauschverkehr umfaßt also gegenwärtig 96 Gesellschaften und Redaktionen.

Außerdem ging eine Anzahl von periodischen Veröffentlichungen und einzelnen Schriften teils als Geschenk, teils mit der Bitte um Tausch ein, ohne daß auf letztere eingegangen werden konnte.

Die Gesellschaft spricht für alle Schenkungen ihren Dank aus. Die Eingänge wurden, den Satzungen entsprechend, der Universitätsbibliothek überwiesen.

Es stellte sich demnach im Jahre 1901 die Liste der Gesellschaften und Redaktionen, deren Veröffentlichungen die Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft teils im Tauschverkehr, teils als Geschenk erhielt, folgendermaßen:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Deutsches Reich.		
1) Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2) "	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte.
3) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4) "	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5) Breslau	Schlesische Gesellschaft f. vater- ländische Kultur	Jahresberichte.
6) Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
7) Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8) "	" " "	Berichte.
9) Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10) Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.	
11) "	" " Abt. für Ontogenie etc.	
12) Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
13) "	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
14) "	Thüringisch-Sächsischer Natur- wissenschaftlicher Verein	Zeitschrift.
15) "	" " "	Bericht.
16) Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
17) "	" " "	Verhandlungen.
18) Heidelberg	" Morphologisches Jahrbuch.	
19) { Helgoland	Biologische Anstalt	} Veröffentlichun- gen.
20) { Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	
21) Kassel	Botanisches Centralblatt.	
22) Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
23) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
24) "	" " "	Sitzungsberichte.
25) "	" " "	Festreden.
26) Nürnberg	Aerztlicher Verein	Festschrift z. F. d. 50j. Bestehens.
27) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
28) "	" " "	Verhandlungen.
Oesterreich-Ungarn.		
29) Budapest	Ungar. Naturw. Gesellschaft	Math. - nat. Be- richte.
30) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
31) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
32) Prag	K. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
33) "	" " "	Jahresberichte.
34) Triest	Società Adriatica di Scienze Natur.	Bullettino.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
35) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
36) "	" "	Sitzungsberichte.
37) "	" "	Anzeiger.
38) "	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
39) "	" "	Verhandlungen.
40) "	" "	Abhandlungen.
41) "	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.
Schweiz.		
42) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
43) "	" "	Verhandlungen.
44) "	" "	Compte Rendu.
45) "	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
46) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
47) "	" "	Mémoires.
48) "	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.
Italien.		
49) Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
50) "	" "	Rendiconti.
51) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
52) "	" "	Bullettino.
53) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
54) "	" "	Memorie.
55) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
56) "	" "	Rendiconti.
57) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
58) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
59) "	" "	2) Processi verbali.
60) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
61) Turin	Archivio per le Scienze Mediche.	
62) "	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
63) "	" "	Atti.
64) "	" "	Osservazioni me- teorologiche.
Frankreich.		
65) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
66) "	" "	Mémoires.
67) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
68) "	Faculté des Sciences	Annales.
69) "	Annales de l'Institut Colonial.	

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
70) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
71) "	" "	Bulletins.
72) "	" " " L'Année Biologique.	
73) "	Société de Biologie	Comptes Rendus.
74) "	Société zoologique de France	Mémoires.
75) "	" " "	Bulletin.
76) "	Archives de Zoologie expérimentale.	
Belgien.		
77) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
78) "	" "	Mémoires.
79) "	" "	Mém. couronnés (80).
80) "	" "	Mém. cour. (40).
81) "	" "	Annuaire.
82) "	Société entomologique	Annales.
83) "	" "	Mémoires.
84) Löwen	La Cellule.	
85) Lüttich	Archives de Biologie.	
Holland.		
86) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschappen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
87) "	" " "	Verslagen.
88) "	" " "	Jaarboek.
89) 's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
90) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
91) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Ver- eeniging	Tijdschrift.
Großbritannien.		
92) Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
93) "	" "	Proceedings.
94) Edinburgh	Royal Society	Transactions.
95) "	" "	Proceedings.
96) "	R. Physical Society	Proceedings.
97) London	Linnean Society	Transactions.
98) "	" "	Journal.
99) "	" "	Proceedings.
100) "	R. Microscopical Society	Journal.
101) "	Royal Society	Philosoph. Trans- actions.
102) "	" "	Proceedings.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
103) London	Royal Society	List of Members.
104) "	" "	Year Book.
105) "	" "	Reports to the Ma- laria Committee.
106) "	Zoölogical Society	Transactions.
107) "	" "	Proceedings.
108) "	" "	List of Fellows.
109) "	Annals and Magazine of Natural History.	
110) Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	

## Dänemark.

111) Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
112) "	" "	Oversigt.
113) "	" "	Tycho Brahe, De Nova Stella.

## Norwegen.

114) Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
115) "	" "	Norsk Magazin.

## Schweden.

116) Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
117) "	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
118) "	" " "	Förhandlingar.
119) "	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
120) "	" "	Bihang.
121) "	" "	Öfversigt.
122) "	" "	Lefnadstecknin- gar.
123) Upsala	Kongl. Vetenskaps-societet	Nova Acta.
124) "	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
125) "	"	Läkare Förenings Förhandlingar.

## Rußland.

126) Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
127) "	" "	Öfversigt.
128) "	" "	Bidrag till Kän- nedom of Finn- lands Natur och Folk.
129) "	" "	Observations mé- téorolog.
130) "	" "	Exploration inter- nat. d. régions polaires.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
131) Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
132) "	" " " "	Nouveaux Mé- moires.
133) St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
134) "	" "	Bulletin.
135) "	" "	Bibliothèque géo- log. de la Russie.
136) "	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
137) "	Institut Impér. de Médecine ex- périmentale	Archives.
Rumänien.		
138) Jassy	Société des Médecins et des Na- turalistes	Bulletin.
Nordamerika.		
I. Canada.		
139) Halifax	Nova Scotian Instit. of Science	Proceedings and Transactions.
140) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
141) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
142) "	" "	Catalogue of Ca- nad. birds.
II. Vereinigte Staaten.		
143) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
144) "	" " " " Bio- logical Laboratory	Memoirs.
145) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
146) "	" " " "	Proceedings.
147) "	" " " "	Occasional Pa- pers.
148) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
149) "	" " " "	Annual Report.
150) "	" " " "	Bulletins.
151) "	The American Naturalist.	
152) Chicago	Academy of Sciences	Bulletin of the Geol. and. Nat. Hist. Survey.
153) Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
154) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
155) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
156) „	The American Journal of Science.	
157) Philadelphia	Journal of Comparative Medicine.	
158) „	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
159) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
160) „	„ „ „	Special Bulletins.
161) „	„ „ „	Proceedings.
162) „	Smithsonian Institution	Report.
163) „	U. S. Geological Survey	Bulletins.
164) „	„ „ „	Annual Reports.
165) „	„ „ „	Monographs.

## III. Mexiko.

166) Mexiko	Instituto geologico	Boletin.
-------------	---------------------	----------

## Südamerika.

## I. Chile.

167) Santiago	Deutscher wissensch. Verein	Verhandlungen.
168) „	Société scientifique du Chili	Actes.
169) „	Instituto de Higiene	Revista.
170) „	„ „ „	Boletin.

## II. Argentinien.

171) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
--------------	-------------------------------	----------

## III. Brasilien.

172) S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
---------------	----------------	----------

## Australien.

173) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
174) „	„ „ „ „	Transactions.
175) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
176) „	„ „ „ „ „ „	Abstracts of Proceedings.
177) „	Linnean Soc. „ „ „ „	Proceedings.
178) „	Australasian Association	Report.

## Japan.

179) Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
180) „	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1901:

- 1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXV oder N. F. Bd. XXVIII Heft 1/3 u. 4 und Bd. XXXVI oder N. F. Bd. XXIX Heft 1/2.
- 2) Denkschriften: SEMON, Forschungsreisen, Heft 19 u. 20, oder Denkschriften, Bd. VII, 3 und VI, 4.

### III. Kassenbericht.

Der zweite Vorsitzende, Herr WALTHER, legt den von Herrn THOMAE geprüften Jahreskassenbericht vor.

Durch die im vergangenen Jahre veröffentlichten Schriften ist der vorhandene Fehlbetrag wesentlich gewachsen. Der Berichterstatter hat gemeinsam mit den Mitgliedern der Tauschkommission und Herrn HAECKEL Schritte gethan, um das Budget der Gesellschaft zu ordnen.

Nachdem Herr Verlagsbuchhändler Dr. FISCHER in hochherziger Weise die durch den Druck der letzten Hefte der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft entstandene Schuld von 1288 Mk. annulliert hat und von anderer Seite ein größerer Zuschuß in Aussicht steht, läßt sich hoffen, daß die Gesellschaft in der Lage ist, ihre Publikationen und ihren Tauschverkehr in der bisher geübten Weise weiter fortzusetzen. In einer Sitzung des kommenden Jahres wird über den weiteren Gang der Verhandlungen Bericht abgelegt werden.

### IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1901:

	CHRISTIAN GÄNGE, I. Vorsitzender,	
	JOHANNES WALTHER, II. Vorsitzender u. Kassenwart,	
vom 1. Januar	{ MAX FÜRBRINGER, }	
„ 1. April	{ JOHANNES WALTHER, }	Herausgeber der Zeitschrift,
„ 8. Juni	{ FRIEDRICH MAURER, }	
	KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.	

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

Die Wahl eines I. Vorsitzenden für das Jahr 1902 in der Schlußsitzung am 13. Dezember fiel auf

Herrn BIEDERMANN.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes wurden durch Zuruf wiedergewählt. Der Vorstand des Geschäftsjahres 1902 hat demnach folgende Zusammensetzung:

WILHELM BIEDERMANN, I. Vorsitzender,
JOHANNES WALTHER, II. Vorsitzender und Kassenwart,
FRIEDRICH MAURER, Herausgeber der Zeitschrift,
KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.

Tauschkommission: der Vorstand und die Herren GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

Im Jahre 1901 verlor die Gesellschaft durch den Tod zwei Mitglieder: FRIEDRICH WIEGMANN, Apotheker und Rentier, HENRY SETTEGAST, o. Professor und Direktor der landwirtschaftlichen Lehranstalt.

Außerdem schieden folgende Mitglieder aus:

Herr FÜRBRINGER,  
 „ GROSS,  
 „ HILLMANN,  
 „ KÜNNEMANN,  
 „ VERWORN.

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Prof. Dr. EDLER,  
 Dr. HERSCHKOWITSCH,  
 Prof. Dr. IMMENDORFF,  
 Prof. Dr. KIONKA,  
 Prof. Dr. LEITZMANN,  
 Prof. Dr. MAURER,  
 Dr. NOLL,  
 Prof. Dr. SCHMIDT.

Die Gesamtzahl der Ehrenmitglieder und ordentlichen Mitglieder beträgt am Jahresschluß 1901 101.

### Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED († 1895)	1892

### I. Ehrenmitglieder.

1) CARL GEGENBAUR, Heidelberg	1873
2) OTTOMAR DOMRICH, Meiningen	1892
3) ERNST HAECKEL, Jena (1861)	1894
4) BERNHARD SIGISMUND SCHULTZE (1858)	1897

## II. Ordentliche Mitglieder.

		Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. ERNST ABBE	Jena	1863
2) Prof. Dr. HERMANN AMBRONN	"	1899
3) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	"	1889
4) Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN, Hofrat	"	1873
5) Dr. med. HANS BERGER, Privatdozent	"	1898
6) Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN, Geh. Hofrat	"	1888
7) Dr. med. G. BINDER, prakt. Arzt	"	1900
8) Prof. Dr. OTTO BINSWANGER, Hofrat	"	1882
9) Dr. med. FRITZ BOCKELMANN, Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
10) Oberlandesgerichtsrat V. BÖRNGEN	Jena	1900
11) Institutsdirektor BRAUCKMANN	Wenigenjena	1900
12) WILHELM BUTZ, Realschuldirektor a. D.	Jena	1892
13) Dr. phil. SIEGFRIED CZAPSKI, Fabrikleiter	"	1885
14) Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	"	1885
15) Prof. Dr. WILHELM DETMER	"	1875
16) Prof. Dr. CARL DOVE	"	1899
17) Prof. Dr. PAUL DUDEN	"	1894
18) Prof. Dr. WILHELM EDLER	"	1901
19) Dr. HEINRICH EGGELING, Geh. Staatsrat, Uni- versitäts-Kurator	"	1887
20) Dr. med. GUSTAV EICHHORN, prakt. Arzt	"	1891
21) Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT, Med.-Rat	"	1888
22) Dr. med. FIEBIG, Oberstabsarzt	"	1900
23) Dr. GUSTAV FISCHER, Verlagsbuchhändler	"	1885
24) Prof. Dr. FRAISSE	"	1899
25) HEINRICH FRIESE, Privatgelehrter	"	1900
26) Prof. Dr. GOTTLÖB FREGE	"	1874
27) Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	"	1875
28) Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Geh. Hofrat	"	1886
29) Dr. ERNST GIESE, prakt. Arzt, Privatdozent	"	1893
30) Prof. Dr. GEORG GÖTZ, Geh. Hofrat	"	1889
31) Dr. KARL GRAF, prakt. Arzt	"	1898
32) Dr. med. GROBER, Privatdozent	"	1899
33) Dr. med. GROHÉ, Privatdozent	"	1899
34) Prof. Dr. FERDINAND GUMPRECHT, Med.-Rat	Weimar	1892
35) Prof. Dr. AUGUST GUTZMER	Jena	1899
36) Dr. med. ERNST HERTEL, Privatdozent	"	1898
37) Dr. HERSCHKOWITSCH	"	1901
38) Prof. Dr. HEINRICH IMMENDORFF	"	1901
39) Prof. Dr. JOHANNES KESSEL	"	1886
40) Prof. Dr. HEINRICH KIONKA	"	1901
41) Prof. Dr. OTTO KNOPF	"	1889
42) Prof. Dr. LUDWIG KNORR, Geh. Hofrat	"	1889
43) RUDOLF KOCH, Bankier	"	1893
44) WILHELM KOCH, Bankier	"	1893
45) Dr. phil. KÖHLER	"	1900



		Jahr der Aufnahme
46)	Dr. KARL KOLESCH, Gymnasiallehrer	Jena 1891
47)	Dr. phil. OTTO LEMMERMAN, Privatdozent	„ 1900
48)	Prof. Dr. ALBERT LEITZMANN	„ 1901
49)	Prof. Dr. GOTTLÖB LINCK	„ 1894
50)	HERMANN MASER, Rechtsanwalt	„ 1893
51)	C. MATTHES, Apotheker, Rentier	„ 1896
52)	Dr. phil. HERMANN MATTHES, Privatdozent	„ 1900
53)	Prof. Dr. MAX MATTHES	„ 1891
54)	Prof. Dr. FRIEDRICH MAURER	„ 1901
55)	Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geh. Hofrat	„ 1865
56)	Dr. phil. KARL KONRAD MÜLLER, Direktor der Univ.-Bibliothek	„ 1891
57)	Dr. med. ALFRED NOLL, Privatdozent	„ 1901
58)	Dr. phil. MAX PAULY, Fabrikdirektor a. D.	„ 1897
59)	ERNST PFEIFFER, Institutsdirektor	„ 1887
60)	ERNST PILTZ, Institutslehrer	„ 1893
61)	GOTTH. PRÜSSING, Fabrikdirektor	„ 1890
62)	Dr. phil. KARL PULFRICH	„ 1891
63)	Dr. phil. PAUL RABE, Privatdozent	„ 1899
64)	Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Geh. Med.-Rat	„ 1889
65)	Dr. phil. PAUL RIEDEL	„ 1893
66)	Prof. Dr. EDUARD ROSENTHAL	„ 1897
67)	Dr. phil. LEO SACHSE, Gymnasiallehrer a. D.	„ 1876
68)	Prof. Dr. SCHMIDT	„ 1901
69)	Dr. phil. OTTO SCHOTT, Fabrikleiter	„ 1882
70)	Dr. med. MORITZ SCHULTESS, Stabsarzt	„ 1896
71)	PAUL SCHULTZE, Oberinspektor	„ 1879
72)	Dr. phil. LEO SCHULTZE, Privatdozent	„ 1899
73)	Prof. Dr. FRIEDRICH SCHULZ	„ 1898
74)	Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Med.-Rat	„ 1864
75)	Dr. med. LUCAS SIEBERT, prakt. Arzt, Med.-Rat	„ 1881
76)	Dr. SIEDENTOPF	„ 1900
77)	Prof. Dr. FELIX SKUTSCH	„ 1884
78)	Prof. Dr. ERNST STAHL	„ 1881
79)	Prof. Dr. RODERICH STINTZING, Hofrat	„ 1890
80)	Dr. phil. HEINRICH STÖY, Privatdozent, Instituts- direktor	„ 1877
81)	Prof. Dr. RUDOLF STRAUBEL	„ 1894
82)	Dr. R. TEUSCHER, Arzt, Privatgelehrter	„ 1873
83)	Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Geh. Hofrat	„ 1879
84)	Dr. med. RICHARD THOMÉ	„ 1900
85)	Prof. Dr. AUGUST THON, Geh. Justizrat	„ 1896
86)	Dr. phil. H. TÜRCK	„ 1900
87)	AUGUST VOGT, Landkammerrat	„ 1897
88)	Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN	„ 1892
89)	Prof. Dr. JOHANNES WALTHER	„ 1886
90)	Dr. med. WEINERT, prakt. Arzt	„ 1897

		Jahr der Aufnahme	
91)	Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN, Geh. Hofrat	Jena	1886
92)	WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	„	1887
93)	Prof. Dr. ADOLF WITZEL	„	1893
94)	Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	„	1892
95)	Prof. Dr. HEINRICH ERNST ZIEGLER	„	1898
96)	Dr. ZSCHIMMER	„	1900
97)	Dr. RICHARD ZSIGMONDY	„	1897

Soeben erschienen:

**Korschelt, E.**, Prof. in Marburg und **Heider, K.**, Prof. in Innsbruck,  
**Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der**  
**wirbellosen Tiere.** Allgemeiner Teil. Erste Lieferung. Erste und zweite  
Auflage. Mit 318 Textabbildungen. 1902. Preis: 14 Mark.

**Kurzes Lehrbuch der Gynäkologie,** herausgegeben von  
Prof. Dr. **Küstner** in Breslau, bearbeitet von Prof. **Bumm** in Basel, Prof. **Döderlein** in Tübingen, Prof. **Gebhard** in Berlin, Prof. **von Rosthorn** in Graz und dem  
Herausgeber. Mit 260 Abbildungen im Text. 1901. Preis: brosch. 6 Mark, elegant  
gebunden 7 Mark 50 Pf.

Deutsche med. Wochenschrift v. 26./IX. 1901:

Ein solches Lehrbuch war thatsächlich ein Bedürfnis. Dass ein Buch, welches von fünf Klinikern mit so hervorragenden Erfolgen als Schriftsteller, Lehrer und Praktiker bearbeitet und herausgegeben ist, allen Anforderungen entspricht, ist selbstverständlich. Sehr zweckmässig gerade für den Studenten sind die eingestreuten, kurz abgefassten Krankengeschichten. Die Ausstattung des Buches ist eine sehr gute, die Abbildungen vorzüglich, grossenteils original, der Preis ein sehr mässiger.

**Lehrbuch der inneren Medizin.** Bearbeitet von Prof. Dr.  
Gerhardt, Strassburg;  
Prof. Dr. **Gumprecht**, Weimar; Prof. Dr. **W. His jun.**, Leipzig; Prof. Dr. **Klemperer**, Berlin; Prof. Dr. **Kraus**, Graz; Prof. Dr. **Krehl**, Greifswald; Prof. Dr. **Matthes**, Jena; Prof. Dr. **v. Mering**, Halle a. S.; Prof. Dr. **Minkowski**, Köln; Prof. Dr. **Moritz**, München; Prof. Dr. **Müller**, Basel; Prof. Dr. **Romberg**, Marburg; Prof. Dr. **Stern**, Breslau; Prof. Dr. **Vierordt**, Heidelberg, herausgegeben von Prof. Dr. **von Mering**, Halle a. S. Mit 207 Abbildungen im Text. Preis: brosch. 12 Mark, gebunden 14 Mark.

New-Yorker Medic. Monatsschrift. v. November 1901:

Die einzelnen Abschnitte sind klar und erschöpfend behandelt, die Einteilung des Gesamtstoffes ist eine sehr übersichtliche, wozu besonders der verschiedenartige Druck beiträgt. Die zahlreichen Abbildungen sind durchweg vorzüglich ausgeführt und erleichtern in hohem Grade das Verständnis des Textes. Auch die sonstige Ausstattung von seiten des Verlegers ist als eine vorzügliche zu bezeichnen.

Das v. Mering'sche Lehrbuch der inneren Medizin ist ein vorzügliches Werk und daher sehr empfehlenswert; es wird ohne Zweifel in kürzester Zeit eine grosse Ausbreitung erlangen und sich viele Freunde erwerben.

Centralbl. f. d. Grenzgeb. Bd. IV, H. 20 v. 31. X. 1901:

Ein durchaus originelles Werk, welches in gleicher Form und Darstellung noch nicht existiert.

Ich habe mit grossem Vergnügen das Buch durchgegangen und bin von der Darstellung des Stoffes, welche in erster Linie für den Studenten und Praktiker berechnet ist, in hohem Grade befriedigt. Es lässt sich das für den Studierenden Notwendige kaum mehr in einem Lehrbuche zusammendrängen, ohne dass die Kürze unangenehm auffallen würde. Durch reichliche Benützung kleinen Druckes wird die Uebersichtlichkeit sehr gefördert. Zahlreiche schöne Abbildungen werden dem Leser sehr willkommen sein.

Der unverhältnismässig niedrige Preis des Werkes (12 Mark!) dürfte mit dazu beitragen, dasselbe zu einem beliebten Lehrbuche zu machen. Die Ausstattung ist tadellos.

**Skutsch, Dr. Felix**, Professor an der Universität Jena, **Geburtshilfliche**  
**Operationslehre.** Mit 145 Abbildungen im Text. 1901. Preis:

broch. 8 Mark, geb. 9 Mark.

Deutsche med. Wochenschrift, 1901, No. 38:

Es war ein direktes Bedürfnis, die neueren und neuesten Methoden nach Indikationen und Technik zusammenfassend und ausführlicher, als dies in einem Lehrbuch der gesamten Geburtshilfe möglich ist, behandelt zu sehen. Diese Aufgabe ist in Skutsch's Werk in der dem Autor eigentümlichen ruhigen, klaren und gründlichen Darstellungsweise erfolgreich gelöst.

Das durch Inhalt und Ausstattung gleich empfehlenswerte Werk sollte in der Bibliothek jedes Praktikers seinen ständigen Platz neben dem Lehrbuch der Geburtshilfe haben.

**Verworn,** Max, Dr. med. et phil., o. Professor der Physiologie an der Universität Göttingen, **Allgemeine Physiologie.** Ein Grundriss der Lehre vom Leben. Dritte neu bearbeitete Auflage. Mit 295 Abbildungen. 1901. Preis: brosch. 15 Mark, gebunden 17 Mark.

Seeben erschien:

**Weismann,** Prof. August, **Vorträge über Descendenztheorie,** gehalten an der Universität Freiburg i. B. Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren. 2 Bände. Preis: 20 Mark, elegant geb. 22 Mark 50 Pf.

Inhalt: Allgemeine und historische Einleitung. — Das Prinzip der Naturzüchtung. — Die Färbungen der Tiere und ihre Beziehungen auf Selektionsvorgänge. — Eigentliche Mimicry. — Schutzvorrichtungen bei Pflanzen. — Fleischfressende Pflanzen. — Die Instinkte der Tiere. — Lebensgemeinschaften oder Symbiosen. — Die Entstehung der Blumen. — Sexuelle Selektion. — Intraselektion oder Historalselektion. — Die Fortpflanzung der Einzelligen. — Die Fortpflanzung durch Keimzellen. — Der Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Einzelligen. — Die Keimplasmatheorie. — Regeneration. — Anteil der Eltern am Aufbau des Kindes. — Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. — Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen. — Germinalselektion. — Biogenetisches Gesetz. — Allgemeine Bedeutung der Amphimixis. — Inzucht, Zwittertum, Parthenogenese und asexuelle Fortpflanzung und ihr Einfluss auf das Keimplasma. — Medium-Einflüsse. — Wirkungen der Isolierung. — Bildung abgegrenzter Arten. — Artenentstehung und Artentod. — Urzeugung und Schluss.

**Ziegler,** Dr. Heinrich Ernst, Professor an der Universität Jena, **Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie.**

Vortrag gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg am 26. September 1901, mit Anmerkungen und Zusätzen herausgegeben. Preis: 1 M. 50 Pf.

Seeben erschien:

**Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere** in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. Preis: 10 Mark.



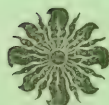
\* Verlag von Gustav Fischer in Jena \*



# Naturwissenschaftliche Wochenschrift . . . .

Herausgegeben von Prof. Dr. S. Potonié und Oberlehrer Dr. F. Koerber  
in Grösslitzerfelde-W. b. Berlin

== Preis vierteljährlich 1 Mark 50 Pfg. ==



Trotz des reichen Inhalts der Zeitschrift ist der Preis so billig angesetzt worden, um jedem zu ermöglichen, seine naturwissenschaftliche Zeitschrift sich selbst zu halten. Probenummern durch jede Buchhandlung oder von der Verlagsbuchhandlung unentgeltlich zu beziehen.



Diesem Hefte liegt ein Prospekt der Verlagsbuchhandlung Wilhelm Engelmann, Leipzig, betr. „Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften“ und der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer, Jena über „Archiv für Protistenkunde“ bei, welche geneigter Beachtung empfohlen werden.



6692

Jenaische Zeitschrift  
für  
**NATURWISSENSCHAFT**

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

**Siebenunddreissigster Band.**

Neue Folge, Dreissigster Band.

Zweites Heft.

Mit 9 Tafeln und 16 Abbildungen im Text.

Inhalt.

MÜLLER, ERNST, Zur Statistik der Aneurysmen.

LUBOSCH, WILHELM, Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Hierzu Tafel XII—XVI.

HÄCKER, VALENTIN, Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphol. Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Hierzu Tafel XVII—XX und 16 Figuren im Text.

Preis: 18 Mark.

H J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer.

1902.

Soeben erschienen:

**Auerbach,** Dr. Felix, Prof. an der Universität Jena, Die Weltherrin und ihr Schatten. Ein Vortrag über Energie und Entropie. Preis: 1 Mark 20 Pf.

**Ballowitz,** Dr. Emil, a. o. Professor der Anatomie an der Universität Greifswald, Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses (*Malopterurus electricus* Lacépède). Mit 7 lithographischen Tafeln und 8 Holzschnitten im Text. 1899. Preis: 24 Mark.

**Benedikt,** Prof. Dr. M., Wien, Das biomechanische (neo-vitalistische) Denken in der Medizin und Biologie. Preis: 1 Mark 50 Pf.

**Blochmann,** Dr. Friedrich, Professor an der Universität Tübingen, Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Erster Teil. Mit 7 Tafeln und 7 Blatt Erklärungen. 1892. Preis: 25 Mark. Zweiter Teil. Die Anatomie von *Discinisca Lamellosa* (Broderip) und *Lingula Anatina Bruguière*. Mit einem Atlas von 12 lithographischen Tafeln und 14 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 30 Mark. Preis für das vollständige Werk: 55 Mark.

**Boveri,** Dr. Theodor, Professor an der Universität Würzburg, Zellen-Studien. Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megaloccephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1887. Mit 4 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megaloccephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) 1888. Mit 5 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. 1890. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 4 Mark. — Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. 1901. Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren. Preis: 15 Mark.

— Das Problem der Befruchtung. Mit 19 Abbildungen im Text. 1902. Preis: 1 Mark 80 Pf.

Soeben begann zu erscheinen:

**Chun,** Carl, Aus den Tiefen des Weltmeeres. Schilderungen von der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Chromolithographien, 8 Heliogravüren, 32 als Tafeln gedruckten Vollblättern, 2 Karten und etwa 400 Abbildungen im Text. Zweite, durch neue Abbildungen und neuen Text vermehrte Auflage. Preis des vollständigen Werkes broschiert 18 Mark, elegant gebunden 20 Mark. Das Werk erscheint zunächst in 12 Lieferungen im Preise von 1 Mark 50 Pf. und wird im Oktober d. J. fertig vorliegen. Ausführliche Prospekte durch jede Buchhandlung zu erhalten.

Soeben erschienen:

**von Dungen,** Dr. Emil Freiherr, Privatdozent an der Univ. Freiburg i. B., Die Antikörper. Resultate früherer Forschungen und neue Versuche. Mit 2 Abbildungen und 8 Kurven. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**von Fürth,** Dr. Otto, Privatdozent an der Universität Strassburg i. E., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Preis: 16 Mark.

**Häcker,** Dr. Valentin, a. o. Professor in Freiburg i. Br., Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Mit 13 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 3 Mark.

— Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Mit 187 Abbildungen im Text. 1899. Preis: brosch. 7 Mark, geb. 8 Mark.

# Zur Statistik der Aneurysmen.

Von

Ernst Müller.

Die ältere Litteratur über die Aneurysmen ist wesentlich kasuistischer Natur und findet sich in den Sammelwerken von BONET, MORGAGNI und namentlich in der deutschen Bearbeitung von SCARPA's Pulsadergeschwülsten durch HARLES. Hatte der Einzelne eine größere Zahl von eigenen Beobachtungen, so lag es nahe, sie in statistischer Richtung zu verwerten, allerdings auf die Gefahr hin, daß die Statistik, je nachdem die Unterlage auf einer vorwiegend inneren oder vorwiegend chirurgischen Praxis beruhte, der Einseitigkeit verfiel. Ein gutes Beispiel hierfür liefert die an sich zuverlässige Statistik von HODGSON, in welcher 29 Aortenaneurysmen 27 Aneurysmen der Schenkel- und Knie- und 7 der Carotis- und Achselarterien gegenüberstehen, während die übrigen Arterien leer ausgehen. Ein richtiges Bild der thatsächlichen Verhältnisse kann die Benutzung der Litteratur gewähren, vorausgesetzt, daß alle beobachteten Aneurysmen auch zur Veröffentlichung gelangen. Aber schon diese Voraussetzung trifft nicht zu. Dazu kommt, daß ein großer Teil der inneren Aneurysmen der Diagnose während des Lebens sich entzieht, welcher die äußeren Aneurysmen verhältnismäßig leicht zugänglich sind. Ferner hat für die Chirurgen die Frage nach dem Erfolg der Heilmethode ein unmittelbares Interesse, in Folge davon ist die Zahl der von ihnen veröffentlichten Fälle von jeher unverhältnismäßig groß. Eine Statistik, welche sich lediglich oder doch vorwiegend auf die Litteratur stützt, läuft unter diesen Umständen Gefahr, daß sie den Aneurysmen äußerer Arterien eine Häufigkeit zuschreibt, welche ihnen in Wirklichkeit nicht zukommt. Vollends ein Spiel des Zufalls wird eine Statistik, welche auf die in den Sammlungen vorhandenen Präparate sich beruft. Dieser Art ist die an sich sehr sorgfältige, der englischen Litteratur und den englischen Museen entnommene Statistik von CRISP. Auf Grund von 551 Beobachtungen giebt er folgende Häufigkeitsskala der Aneurysmen:

Aorta thorac.	175	Cerebralis	2
Poplitea	137	Pulmonalis	2
Femoralis	66	Anon. iliaca	2
Aorta abd.	59	Glutaea	2
Carotis	25	Tibialis post.	2
Subclavia	23	Temporalis	1
Anonyma	20	Ophthalmica	1
Axillaris	18	Subscapularis	1
Iliaca femor.	9	Brachialis	1
Basilaris	5		

Von 46 Fällen waren Altersangaben nicht vorhanden. Die übrig bleibenden 505 Fälle verteilen sich auf die einzelnen Altersstufen, wie folgt:

1.—10. Jahr	1	51.—60. Jahr	65
11.—20. „	5	61.—70. „	25
21.—30. „	71	71.—80. „	8
31.—40. „	198	über 80 „	3
41.—50. „	129		

Den 234 Aortenaneurysmen stehen auch bei CRISP 203 Aneurysmen der Schenkel- und Kniearterien gegenüber, während die Gehirnarterien nur mit 7, die Lungenarterien mit 2 Beobachtungen registriert sind. Auffallend ist die Ungleichheit der Beteiligung der beiden Geschlechter an den Aneurysmen der einzelnen Arterien. Während von den 234 Aneurysmen der Aorta, der Lungen- und Gehirnarterien  $\frac{1}{5}$ , von den 308 äußeren Arterien rund  $\frac{1}{9}$  auf das weibliche Geschlecht entfallen, ist für die Carotis das Verhältnis nahezu gleich.

Die amtliche Registrierung der Todesursachen haben SOULE für St. Francisco und LIDELL für New York zu einer Häufigkeitsstatistik der Aneurysmen benutzt, beide mit dem gleichen Resultat einer größeren Häufigkeit bei der eingewanderten Bevölkerung. Daß den amtlichen Veröffentlichungen der Todesursachen genauere Angaben nicht entnommen werden können, folgt ohne weiteres aus der Art, wie sie zu stande kommen.

Zuverlässigere Resultate, die aber nur für die betreffende Volksklasse gelten, geben die Erkrankungs- und Sterblichkeitslisten des Militärs. Sie haben namentlich in England in mehrfacher Hinsicht Verwertung gefunden. MYERS und LAWSON haben die unverhältnismäßige Häufigkeit von Aneurysmen in der englischen Armee betont. WELCH hat 34 Fälle von Aortenaneurysmen mit einem Durchschnittsalter von 32 Jahren, wobei die Extreme nur zwischen 26 und 42 Jahren schwanken und die mittlere Dauer



der Erkrankung 1 Jahr 1 Monat betragen hat, dazu benützt, um der Frage des Einflusses der Syphilis auf die Bildung von Aneurysmen näher zu treten. In 65 Proz. der Fälle betrafen die Aneurysmen mit Syphilis Behaftete. Den durchschnittlichen Verlust an Tod und Invalidität durch Aortenaneurysmen berechnet er für die englischen Garnisonen zu 5,5, für die Mittelmeergarnisonen zu 5,0, für Indien zu 4,7 auf 100 000 Mann pro Jahr.

Die Frage nach der Häufigkeit der Aneurysmen bei der an Zahl weit überwiegenden Civilbevölkerung, welche überdies außer den mittleren auch die jüngeren und höheren Altersstufen und die beiden Geschlechter in sich begreift, bleibt dabei offen.

Ihrer Lösung ist, auf Veranlassung BOLLINGER's, OTTO EMMERICH für die Stadt München näher getreten. Mit Recht macht er darauf aufmerksam, daß den Statistiken, wie sie von CRISP, BIZOT, LEBERT u. a. veröffentlicht worden sind, die einheitliche Basis fehlt, auf welche die mitgeteilten Zahlen zurückbezogen werden können. Dem Einwand, daß ein großer Teil der inneren Aneurysmen der Beobachtung während des Lebens sich entzieht, begegnet er durch Benützung des Sektionsmaterials des Münchner pathologischen Institutes. Nur die inneren Aneurysmen sind berücksichtigt. Unter 8669 Sektionen fanden sich im Zeitraum von 18 $\frac{1}{2}$  Jahren 58 Aneurysmen. Rechnet man die von EMMERICH in Prozenten angegebenen Zahlen auf absolute Zahlen um, so ergeben 5182 Männer 39, 3486 Frauen 19 Aneurysmen. Für das Gesamtmaterial giebt dies ein Prozentverhältnis von 0,67, für das männliche Geschlecht von 0,75, für das weibliche von 0,54. Die Aorta stellte 84, der Truncus anonymus 3, die übrigen Arterien (vertebralis, carotis interna, communicans posterior, lienalis, mesenterica superior, renalis dextra, intercostalis dextra) 13 Proz. aller Aneurysmen. Die Verteilung auf Alter und Geschlecht war folgende:

Alter	Zahl der Aneurysmen	M.	W.
1—10	—	—	—
10—20	—	—	—
20—30	1	1	—
30—40	7	6	1
40—50	16	14	2
50—60	16	10	6
60—70	11	5	6
70—80	5	3	2
über 80	2	—	2
	58	39	19

Das führt zu folgender prozentischer Beteiligung der beiden Geschlechter: M. 67,2 Proz., W. 32,8 Proz. EMMERICH findet die größte Häufigkeit der Aneurysmen in dem Alter von 40—60 Jahren. Das weibliche Geschlecht findet er stärker beteiligt als in allen früheren Statistiken und schreibt dies dem Umstand zu, daß die Frauen in München zu anstrengenderen Arbeiten herangezogen werden als anderwärts.

Der Wert der EMMERICH'schen Statistik würde noch gewonnen haben, wenn die Verteilung des gesamten Beobachtungsmaterials, nicht nur die der Aneurysmen auf Alter und Geschlecht ersichtlich gemacht worden wäre. Die Tabelle giebt nur Aufschluß über die Beteiligung der beiden Geschlechter nach den einzelnen Jahren ohne Rücksicht auf das Alter.

Die Resultate geben zu dem Zweifel Anlaß, ob sie ein richtiger Ausdruck der thatsächlich in der Gesamtbevölkerung bestehenden Verhältnisse sind. Daß den 58 inneren Aneurysmen keine äußeren zur Seite stehen, läßt sich am Ende daraus erklären, daß nur die ersteren berücksichtigt werden sollten. Aber auch dies zugegeben, bleiben die für die inneren Aneurysmen gefundenen Verhältniszahlen auffallend, und namentlich die unverhältnismäßig geringe Zahl von intracraniellen und von Lungenarterien-Aneurysmen legt das Bedenken nahe, ob nicht das wesentlich aus Krankenhäusern kommende Beobachtungsmaterial ein einseitiges Bild geliefert hat. Die Bedenken werden verstärkt, wenn man berücksichtigt, daß, worauf schon bei einer anderen Gelegenheit<sup>1)</sup> hingewiesen worden ist, für den auch hier in Frage kommenden Zeitraum die Sektionen des Münchener pathologischen Institutes nur etwa 9 Proz. der überhaupt in München Verstorbenen umfassen.

Auf HELLER's Veranlassung hat ERNST BOSDORFF eine Statistik der Aneurysmen veröffentlicht, welche während der 16 1873—1888 umfassenden Jahre von dem pathologischen Institut der Universität Kiel beobachtet worden sind. Die Zahl der Sektionen beträgt 5353, darunter 959 Säuglinge und 1286 Personen bis zum 20. Lebensjahr. Da erfahrungsgemäß Aneurysmen vor

---

1) W. MÜLLER, Zur normalen und pathologischen Anatomie des menschlichen Wurmfortsatzes. Jenaische Zeitschrift, N. F. Bd. 24, 1897.

dem 20. Jahr äußerst selten vorkommen (unter den 5353 Sektionen nur 1 Fall von 18 Jahren), zieht BOSDORFF letztere von der Gesamtzahl ab und erhält so 3108 Personen über 20 Jahre, darunter 93 mit Aneurysmen = 3 Proz. Von den Sezierten waren 59 Proz. M., 41 Proz. W., von den mit Aneurysmen Behafteten 55 Proz. M. und 44,5 Proz. W. Rechnet man die Prozentzahlen in absolute Zahlen um, so erhält man 1834 M. mit 52 und 1274 W. mit 41 Aneurysmen, für das männliche Geschlecht einen Prozentsatz von 2,8, für das weibliche von 3,2.

Von den Leichen kamen auf das Alter von

20—30 Jahren	11	Proz. mit	6 Aneur.	=	6,7	Proz.
31—40	11	" "	8	"	=	8,9 "
41—50	11	" "	8	"	=	8,9 "
51—60	8	" "	16	"	=	17,7 "
61—70	7	" "	22	"	=	25,2 "
71—80	5	" "	27	"	=	30,0 "
über 80	"	" "	2	"	=	2,2 "

Die Verteilung auf die einzelnen Arterien war folgende:

Kleine Gehirnart.	35	Art. cerebri post.	1
Aorta	28	" gastroepipl.	1
Art. cerebr. med.	9	" hepatica	1
" lienalis	7	" epigastr.	1
" vertebr.	4	" circumflexa ilei	1
" carotis int.	3	" pulmon.	1
" basilar.	2	Ductus arter.	1
" anonyma	2	Art. femoralis	1
" mesenter.	2	" poplitea	1
" cerebri ant.	1		

Die Ergebnisse seiner Statistik faßt BOSDORFF dahin zusammen, daß Aneurysmen vor dem 20. Lebensjahr äußerst selten sind, bei 3 Proz. aller über 20 Jahre Alten in geringer und in den verschiedenen Altersklassen annähernd gleicher Häufigkeit bis zum 50. Lebensjahr sich finden, worauf die Zahl progressiv steigt und nach dem 70. Lebensjahr ihren Höhepunkt erreicht. Am häufigsten finden sich Aneurysmen an den Arterien des Schädelsinhaltes.

Die Bedenken, welche einer Uebertragung der EMMERICH'schen Statistik auf die Gesamtbevölkerung von München entgegenstehen, gelten auch für die Uebertragung der BOSDORFF'schen Statistik auf die Bevölkerung der Stadt Kiel. Die Stadt Kiel hat während der 16-jährigen Beobachtungszeit ihre Bevölkerung von rund

30 000 auf rund 50 000 Einwohner vermehrt. Dieser Einwohnerzahl steht eine durchschnittliche Sektionszahl von 334 gegenüber. Die Gefahr liegt unter diesen Umständen nahe, daß die Statistik, weil der Ausgleich durch die außerhalb der Spitäler und Pfründneranstalten Verstorbenen ungenügend ist, eine einseitige wird. Zu fernerem Bedenken giebt die Art der Verwertung der erhobenen Thatsachen Anlaß.

Die Elimination des bei einem 18-jährigen Zimmerlehrling beobachteten Falles ist wohl kaum zulässig. Fälle von Aneurysmen in jüngeren Jahren sind in der Litteratur zur Genüge verzeichnet; wer sie nicht berücksichtigt, läuft Gefahr, daß er die Willkür an Stelle der Wissenschaft setzt. Vergleicht man die Angaben auf S. 6 und 7 der Abhandlung mit den Angaben der auf S. 12 beginnenden Liste der einzelnen Fälle und sucht man auf deren Grund zuverlässige Verhältniszahlen zu gewinnen, so stellt sich heraus, daß die auf S. 6 und 7 befindlichen Zahlenangaben wenigstens zum Teil falsch sind.

Auf Anregung meines Vaters, Direktors des pathologischen Institutes der Universität Jena, habe ich die Häufigkeit der Aneurysmen, ihre Verteilung auf die verschiedenen Lebensalter, die beiden Geschlechter und die einzelnen Arterien festzustellen gesucht, wie sie aus den Protokollen der vom Jahre 1865 bis zum Jahre 1900 in Jena vorgenommenen Sektionen sich ergibt.

Zur Orientierung schicke ich der Mitteilung der Thatsachen folgende Bemerkungen voraus.

Alle, auch die privaten Sektionen werden von dem pathologischen Institut der Universität Jena grundsätzlich unentgeltlich vorgenommen. Dadurch ist es gelungen, die außerhalb der Kliniken Verstorbenen in größerem Maßstabe zu den Sektionen heranzuziehen, so daß das Verhältnis der in Jena Verstorbenen, welche sezirt werden, zu den überhaupt Verstorbenen rund 80 Proz. beträgt.

Unter Aneurysmen sind alle die normalen Schwankungen augenfällig überschreitenden lokalen Erweiterungen der Arterien verstanden, gleichviel ob eine Unterbrechung der Elastica sich hat nachweisen lassen oder nicht. Die Statistik umfaßt demnach sowohl Dilatations- als Rupturaneurysmen. Nicht inbegriffen sind die seit LAENNEC als dissezierende bezeichneten Aneurysmen.

Das Beobachtungsmaterial umfaßt 10 360 Sektionen, sie verteilen sich auf Alter und Geschlecht in folgender Weise:



Alter	M.	W.
0	462	409
— 1	871	675
2—10	523	515
11—20	266	214
21—30	491	360
31—40	571	417
41—50	752	487
51—60	679	524
61—70	682	497
71—80	391	378
über 80	79	117
	<u>5767</u>	<u>4593</u>
	10 360	

Von den 10360 Leichen boten 183 Aneurysmen, 108 Männer, 75 Frauen. Sie verteilen sich nach dem Alter, wie folgt:

Alter	M.	W.	Summa
0	—	3	3
1—10	2	2	4
11—20	2	3	5
21—30	7	4	11
31—40	9	4	13
41—50	23	7	30
51—60	26	18	44
61—70	22	16	38
71—80	14	13	27
über 80	3	5	8
	<u>108</u>	<u>75</u>	<u>183</u>

Im ganzen giebt dies ein Prozentverhältnis von 1,76, für das männliche Geschlecht von 1,87, für das weibliche von 1,63. Läßt man die Totgeborenen unberücksichtigt, welche auch in der amtlichen Statistik in einer besonderen Rubrik geführt werden, so verwandeln sich die drei Zahlen in 1,89 Proz. aller Leichen, in 2,0 Proz. der Männer, in 1,7 Proz. der Frauen.

Von den mit Aneurysmen behafteten Leichen gehören 59 Proz. dem männlichen, 41 Proz. dem weiblichen Geschlecht an.

Reduziert man die Zahlen für die einzelnen Altersstufen auf die Zahl der überhaupt der Altersstufe angehörenden Personen des Beobachtungsmaterials, so erhält man folgende Tabelle:

Alter	M.	W.	Alter	M.	W.
0	0,00	0,73	41—50	3,06	1,43
1—10	0,14	0,14	51—60	3,84	3,43
11—20	0,75	1,40	61—70	3,23	3,22
21—30	1,40	1,11	71—80	3,58	3,44
31—40	1,53	0,96	über 80	3,79	4,27

d. h. soweit das Jenaer Material einen Schluß gestattet: Bei beiden Geschlechtern ist die Häufigkeit der Aneurysmen in den jüngeren Jahren gering und beträgt rund 1 Proz. Bei dem Manne vom Ende des 4., bei der Frau vom Ende des 5. Lebensdecenniums an erhöht sich die Häufigkeit und bleibt von da an für beide Geschlechter mit rund 3,5 Proz. annähernd gleich.

Das gleichförmige Verhalten wird sofort zu einem ungleichförmigen, wenn statt der Aneurysmen überhaupt die der einzelnen Arterien in Betracht gezogen werden. Ich beginne deren Besprechung mit der Aorta.

## Aorta.

Alter	Ascendens		Arcus		Thoracica		Abdominalis		Summa
	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.	
11—20	—	—	1	—	—	—	—	—	1
21—30	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31—40	3	1	1	—	1	—	—	—	6
41—50	7	—	4	—	2	1	1	1	16
51—60	9	—	2	2	3	2	1	—	19
61—70	2	3	3	1	2	2	1	—	14
71—80	—	1	3	1	2	3	—	—	10
über 80	—	—	—	—	1	—	2	—	3
	21	5	14	4	11	8	5	1	69
	26		18		19		6		

Da die 69 Fälle von Aortenaneurysmen sich auf 51 Männer und 18 Frauen verteilen, so erhält man das Verhältnis der beiden Geschlechter von 8,8 Proz. zu 3,9 Proz.

Reduziert man aber die Fälle auf die Zahl der überhaupt zur Untersuchung gelangten Personen der beiden Geschlechter und der einzelnen Altersstufen, so erhält die Tabelle folgende Form:

Alter	M.		W.	
11—20	266	1	—	0,37
31—40	571	5	417	1
41—50	752	14	487	2
51—60	679	15	524	4
61—70	682	8	497	6
71—80	391	5	378	5
über 80	79	3	—	3,79
	3420	51	2303	18

Der Prozentsatz von Aortenaneurysmen überhaupt ergibt sich bei dieser richtigeren Berechnungsweise für die Männer zu

1,49 Proz., für die Frauen zu 0,79 Proz., beide Berechnungsweisen führen zu demselben Schluß: die Aortenaneurysmen sind bei dem männlichen Geschlecht annähernd doppelt so häufig als bei dem weiblichen.

Die Verteilung auf die einzelnen Altersstufen ergibt für beide Geschlechter ein Ansteigen der Häufigkeit mit dem Alter. Das Ansteigen ist bei dem weiblichen Geschlecht ein viel regelmäßigeres als bei dem männlichen. Ich schließe daraus:

Die Häufigkeit der Aortenaneurysmen hängt ab von regelmäßig wirkenden Ursachen, deren Folgen im Lauf des Lebens sich steigern, hier steht der Prozeß der Endarteriitis in erster Linie, und von zufällig wirkenden Ursachen, hier ist es die mit dem Beruf zusammenhängende größere Zahl von Traumen und die mit den sozialen Verhältnissen zusammenhängende größere Verbreitung der Syphilis, was die größere Häufigkeit und die größere Unregelmäßigkeit in der Altersverteilung bei dem männlichen Geschlecht vorläufig am besten erklärt.

### Gehirn- und Rückenmarksarterien.

Alter	A. vert.		A. spin.		A. basil.		A. cerebel.		A. commun.		A. cerebri.		A. lenticul.		A. miliaria.	
11—20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
21—30	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—
31—40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	1
41—50	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	2	4
51—60	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	3	2	1	1	3	3
61—70	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	—	—	5	6
71—80	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	8	3
über 80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	—	1	—	1	—	2	—	1	1	2	8	7	1	1	19	18

Die Arterien des Centralnervensystems sind mit 62 Aneurysmen vertreten, wovon 29 auf das männliche, 33 auf das weibliche Geschlecht entfallen. Nach der üblichen Berechnung giebt dies eine Beteiligung der Männer mit 47, der Frauen mit 53 Proz.

Reduziert man auf die Gesamtheit der betreffenden Altersstufen, und sieht man die Aneurysmen der einzelnen Arterien nur als Lokalisationen innerhalb desselben Stromgebietes an, so erhält man folgende Uebersicht:

Alter	M. Zahl	M. Aneur.	M. Proz.	W. Zahl	W. Aneur.	W. Proz.
11—20	—	—	—	214	1	0,47
21—30	491	2	0,40	360	2	0,55
31—40	571	1	0,17	417	2	0,48
41—50	752	3	0,39	487	5	1,03
51—60	679	7	1,03	524	8	1,52
61—70	682	8	1,17	497	8	1,61
71—80	391	8	2,05	378	6	1,59
über 80	—	—	—	117	1	0,85

3566 Männer mit 29 Aneurysmen der Gehirn- und Rückenmarksarterien geben bei dieser Berechnung einen Prozentsatz von 0,81, 3104 Frauen mit 33 Aneurysmen einen solchen von 1,03. Auch hier bleibt das Ueberwiegen des weiblichen Geschlechts bestehen, nur ist es wesentlich geringer, als es v. HOFFMANN in seinen Fällen gefunden hat, die freilich ein mehr dem Zufall unterworfenen Beobachtungsmaterial darstellen. Die Zunahme der Häufigkeit mit dem Alter ist zweifellos, weiter gehende Schlüsse zu ziehen, verbietet vorläufig die zu geringe Zahl der Beobachtungen.

### Lungenarterie.

Von den 22 Fällen von Aneurysmen der Lungenarterie, welche zur Beobachtung gekommen sind, stehen 20 im Anschluß an ulceröse Lungentuberkulose. Ich bespreche sie für sich, weil sie eine einheitliche Gruppe von Arrosionsaneurysmen bilden. Ihre Verteilung auf Alter und Geschlecht ist folgende:

Alter	M.	W.	Summa
1—10	1	—	1
11—20	—	2	2
21—30	4	1	5
31—40	4	—	4
41—50	5	—	5
51—60	2	—	2
61—70	—	1	1
71—80	—	—	—
über 80	—	—	—
	16	4	20

Nach der üblichen Methode berechnet, würde dies eine viermal stärkere Beteiligung des männlichen Geschlechts gegenüber dem weiblichen ergeben. Bei der geringen Zahl der Fälle halte ich



aber Vorsicht in den Schlußfolgerungen für geboten, um so mehr, als die Verteilung der Fälle eine sehr ungleichförmige ist. Die Gruppe eignet sich geradezu zur Führung des Beweises, daß dieselben Unterlagen je nach ihrer Benutzung wesentlich verschiedene Resultate ergeben. Zieht man alle zwischen dem 1. und 7. Lebensdecennium Verstorbenen auf beiden Seiten in Betracht, so erhält man auf 4835 M. 16, auf 3749 W. 4 Fälle, für erstere einen Prozentsatz von 0,331, für letztere von 0,107. Berücksichtigt man aber nur die Lebensdecennien, in welchen Lungenarterienaneurysmen thatsächlich beobachtet worden sind, so entsprechen die 16 bei Männern beobachteten Fälle einer Gesamtzahl von 3887, die 4 weiblichen einer solchen von 1071, für das männliche Geschlecht ergibt sich alsdann ein Prozentsatz von 0,41, für das weibliche von 0,37, d. h. die Differenz wird minimal.

Die Altersverteilung gestattet den von vornherein wahrscheinlichen Schluß: die Häufigkeit der Arrosionsaneurysmen der Lungenarterie richtet sich nach der Häufigkeit der ulcerösen Lungentuberkulose.

Die auf den ersten Blick überraschend große Zahl von Aneurysmen der Lungenarterie steht gut im Einklang mit den Resultaten, welche FRÄNTZEL für die Berliner Charité erhoben hat, sie ist wohl lediglich die Frucht der Sorgfalt, welche der Durchmusterung der tuberkulösen Eiterhöhlen zugewandt worden ist. Als Beweis führe ich die dem 1. Lebensdecennium angehörnde Beobachtung an. Sie betraf einen 3-jährigen rhachitischen Knaben, zu keiner Zeit des Lebens hatte eine Blutung stattgefunden. Die Sektion ergab neben verbreiteter Tuberkulose eine große Eiterhöhle im oberen Drittel und eine etwas kleinere im basalen Drittel des Unterlappens der rechten Lunge und in letzterer ein erbsengroßes, mit dünner, unversehrter Wand versehenes Aneurysma eines Lungenarterienastes.

Den 20 Fällen, welche im Anschluß an Lungentuberkulose entstanden sind, reihen sich 2 weitere an.

Bei einer 51-jährigen Frau fand sich ein Arrosionsaneurysma im Anschluß an eine größere Bronchiektasie.

Bei einer 71-jährigen Frau fand sich ein walnußgroßes, geschichtete Thromben enthaltendes Aneurysma des unteren Zweiges des rechten Lungenarterienastes, das sich während des Lebens durch keinerlei Erscheinungen verraten hatte.

Im ganzen hat die Lungenarterie 12 Proz. der überhaupt beobachteten Aneurysmen geliefert.

## Nabelarterien und Ductus arteriosus.

Die 6 Fälle von Aneurysmen der Nabelarterien scheiden sich in zwei Gruppen. Die eine Gruppe umfaßt die embryonalen Fälle, 3 an Zahl. In allen 3 waren die Nabelarterien sowohl in der Bauchhöhle als in der Nabelschnur mit einer Anzahl, teils gleichförmiger, teils herniöser Erweiterungen versehen. 1 Fall betraf eine hochgradige Mißbildung, Syphilis war bei ihm nicht in charakteristischen Befunden nachweisbar, über das Verhalten der Mutter nichts zu erfahren. Bei den 2 anderen Fällen war Syphilis der Mutter festgestellt, in dem einen Fall fand sich außer dem Befunde der Nabelarterien Vergrößerung des Herzens, Lebertumor und Hydramnios, in dem anderen Milztumor und ein trocken verkäster Knoten in der Placenta.

Die 3 anderen Fälle gehören Säuglingen an und wurden am 13., 14. und 17. Tage durch Verblutung tödlich. In allen 3 Fällen lag Eiterung der Nabelwunde vor. Die wahrscheinlichste Annahme ist, daß Arrosionsaneurysmen vorlagen, deren Bildung wenigstens in 2 von den 3 Fällen durch die bei ihnen konstatierte Syphilis gefördert worden sein dürfte.

Der Fall von Aneurysma des Ductus arteriosus betraf ein 1 Monat altes weibliches Kind.

Die embryonalen Fälle von Aneurysmen der Nabelarterie stellen 0,34 Proz. der untersuchten Embryonen, die an den 3 Säuglingen beobachteten Fälle 0,19 Proz. der untersuchten Säuglinge.

## Die übrigen inneren Arterien.

Alter	Coron. cordis	Truncus aor.	Carot. int.	Coel.	Hepat.	Pancr.	Coron. ventr.	Lien.	Mesent.	Colica	Renal.	Supra-renal.	Aor. illiaca	Hypogastr.	Summa
M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.
31—40	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41—50	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—	—
51—60	—	1	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—
61—70	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
71—80	—	1	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—	—	—
über 80	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
	—	1	—	3	—	1	2	1	—	—	1	2	1	1	—

Die inneren Aneurysmen verteilen sich ziemlich gleichförmig auf die einzelnen Arteriengebiete, eine Ausnahme macht die Milzarterie, welche bei 9 von den 183 Trägern von Aneurysmen be-

eteiligt gefunden worden ist. Das stimmt mit den Beobachtungen HELLER's in Kiel gut überein, wenn auch der hiesige Prozentsatz mit 4,9 gegen den 10 betragenden Kieler erheblich zurücksteht. In der Münchener Statistik kommt die Milzarterie nur mit 1 Fall unter 62 Fällen von Aneurysmen = 1,6 Proz. vor.

Die Fälle verteilen sich auf beide Geschlechter genau zur Hälfte, indem 16 Fällen bei Männern 16 Fälle bei Frauen gegenüberstehen. Reduziert man die Zahl der inneren Aneurysmen auf die Gesamtzahl der untersuchten Personen der zutreffenden Altersklassen, so erhält man, da 16 innere Aneurysmen je 3154 M. und 2420 W. gegenüberstehen, für das männliche Geschlecht einen Prozentsatz von 0,507, für das weibliche von 0,660, das letztere ist mithin etwas stärker beteiligt.

Um eine annähernde Vorstellung von der Altershäufigkeit zu gewinnen, empfiehlt es sich bei der Kleinheit des Beobachtungsmaterials, sämtliche Fälle nach den Altersstufen zu vereinigen. Man erhält dann:

Alter	Gesamtzahl	Zahl der Aneurysmen	Prozentsatz
31—40	988	1	0,10
41—50	1239	6	0,48
51—60	1203	7	0,58
61—70	1179	8	0,68
71—80	769	7	0,91
über 80	196	3	1,53

Das ergibt, soweit die kleinen Zahlen einen Schluß überhaupt zulassen, ein sehr regelmäßiges Ansteigen der Häufigkeit mit dem Alter.

### Außere Aneurysmen.

Den in Vorstehendem über die Häufigkeit der Aneurysmen der Aorta, der Lungenarterie und der inneren Arterien mitgeteilten Resultaten dürfte, da sie 80 Proz. der überhaupt in Jena Verstorbenen und einen Zeitraum von 35 Jahren umfassen, ein höherer Grad von Wahrscheinlichkeit zukommen als den bisherigen Statistiken. Für die äußeren Arterien liegen die Verhältnisse nicht so günstig. Daß eine Statistik der Aneurysmen sie nicht übergehen kann, ist selbstverständlich, aber einer so methodischen Untersuchung, wie die Statistik sie verlangt, sind sie nicht unterzogen worden; die Zahlen, welche für sie im Nachstehenden mitgeteilt werden, haben mehr die Bedeutung von Minimalzahlen.

Ihre Verteilung auf Ort, Alter und Geschlecht lehrt folgende Uebersicht:

Alter	Carot. com.	Tem- poral.	Axill.	Brach.	Prof. brach.	Femor.	Popl.	Artic. genu	Tibial.
	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.	M. W.
11—20	—	1	—	—	—	—	—	—	—
21—30	—	—	—	1	—	—	—	1	1
31—40	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41—50	—	—	—	—	—	—	1	—	—
51—60	—	—	1	—	—	1	—	—	—
61—70	—	—	—	—	1	—	—	—	—
71—80	—	—	1	1	—	1	—	—	—
über 80	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	— 1	1 —	2 —	2 —	1 —	2 1	1 —	— 1	1 —

Die geringe Zahl von 13 Fällen kann ihre Erklärung in zwei Gründen finden. Des einen wurde schon gedacht: die äußeren Arterien sind nicht bei jeder Leiche eingehend genug untersucht worden. Der andere Grund kann darin liegen, daß Aneurysmen der äußeren Arterien thatsächlich viel seltener sind, als die zum großen Teil auf die Beobachtungen der Chirurgen sich stützenden und infolge davon einseitigen früheren Statistiken vermuten lassen, eine Ansicht, welcher auch von SCHRÖTTER sich zuneigt, dem ein großes Beobachtungsmaterial zu Gebote steht.

Für diesen Grund läßt sich anführen, daß das Jenaer Beobachtungsmaterial nicht so groß ist, daß nicht für die überwiegende Mehrzahl der Leichen die Vorgeschichte bei Vornahme der Sektion bekannt wäre. Aneurysmen der äußeren Arterien sind sowohl der Wahrnehmung seitens des Kranken als auch der Diagnose des Arztes verhältnismäßig leicht zugänglich. Das pathologische Institut würde wohl Kenntnis erhalten haben, wenn ein solches bei Lebzeiten vermutet oder diagnostiziert worden wäre. Die Verteilung der 13 Fälle auf die einzelnen Arterien ist eine ziemlich gleichmäßige, nicht so die Verteilung auf Alter und Geschlecht. Die Männer haben mit 10 Fällen ein viel größeres Kontingent gestellt als die nur mit 3 Fällen beteiligten Frauen. Wenn man unter Weglassung der jüngeren Lebensalter auf die Gesamtzahl der vom 11. Lebensjahr an Verstorbenen bezieht, erhält man auf 3911 M. 10, auf 2994 W. 3 Fälle, für erstere einen Prozentsatz von 0,256, für letztere von 0,100. Berücksichtigt man aber, wie



oben bei den Arrosionsaneurysmen der Lungenarterie, nur die Altersstufen, welche überhaupt Aneurysmen äußerer Arterien geliefert haben, so stehen 3261 M. 10, 1001 W. 3 Aneurysmen gegenüber, das giebt für die Männer einen Prozentsatz von 0,307, für die Frauen von 0,299, d. h. die Differenz wird minimal. Viel zahlreichere Beobachtungen sind erforderlich, um eine ziffermäßige Entscheidung zu erhalten. Die Unregelmäßigkeit in der Verteilung auf die einzelnen Altersstufen — das 4. Lebensdecennium ist unbeteiligt, während das 3. 4 Fälle aufzuweisen hat — läßt schließen, daß zufällige Einwirkungen in Form von Traumen unter den Ursachen eine besondere Rolle spielen. Da solche bei Männern infolge des Berufes erfahrungsgemäß viel häufiger sind als bei Frauen, wird die größere Wahrscheinlichkeit der Annahme zukommen, daß an den Aneurysmen der äußeren Arterien das männliche Geschlecht in höherem Grade beteiligt ist. Zu demselben Resultat führt die Statistik der Chirurgen, welche auf diesem Gebiete eine willkommene Ergänzung der Statistik der pathologischen Institute bildet.

Daß die 205 Fälle umfassende Zahl von Aneurysmen der einzelnen Arterien um 22 größer ist als die 183 betragende Zahl von mit Aneurysmen behafteten Personen, erklärt sich daraus, daß bei 11 Personen mehrfache Aneurysmen vorgelegen haben.

---

### Litteratur.

---

- 1) THEOPHILI BONETI Sepulchretum, Lugd. 1700.
  - 2) JO. BAPT. MORGAGNI, De sedibus et causis morborum, Ebrod. 1779.
  - 3) ANTON SCARPA, Ueber die Pulsadergeschwülste. Uebersetzt von CH. FR. HARLES, Zürich 1808.
  - 4) JOSEPH HODGSON, Diseases of arteries and veins. Uebersetzt von KOBERMANN, Hannover 1817.
  - 5) EDUARD CRISP, A treatise on the structure, diseases and injuries of the blood vessels, London 1847.
  - 6) LAWSON, British army Reports for the year 1866.
  - 7) LIDELL, American Journal of med. Sc., 1867.
  - 8) SOULE, Pacific med. Journal, 1867, 1868.
  - 9) FRAENTZEL, Charité-Annalen, II. Jahrgang 1875. Berlin 1877
  - 10) WELCH, Medico-chir. Transactions, 1888.
  - 11) OTTO EMMERICH, Ueber die Häufigkeit der inneren Aneurysmen in München. Diss., München, 1888.
  - 12) ERNST BOSDORFF, Ueber Häufigkeit und Vorkommen der Aneurysmen. Diss. Kiel, 1889.
  - 13) E. VON HOFMANN, Wien. klin. Wochenschr., 1894, No. 44.
  - 14) VON SCHRÖTTER, Erkrankungen der Gefäße, Wien 1900.
-

# Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung.

(Aus dem Kgl. anatom. Institut der Universität Breslau.)

Von

**Dr. Wilhelm Lubosch,**

Assistenten am Anatomischen Institut der Universität Jena.

Hierzu Tafel XII—XVI.

## Einleitung.

Aufgaben und Ergebnisse. — Anordnung des Stoffes.

Hiermit veröffentliche ich das Ergebnis von Untersuchungen, die ich 2 Jahre hindurch im Breslauer anatomischen Institut angestellt habe. Es kam mir darauf an, durch eigene Anschauung ein Urteil darüber zu gewinnen, ob jene im Jahre 1897 von CARNOY und LEBRUN beschriebenen, so überaus wunderbaren Vorgänge im Keimbläschen des reifenden Tritoneneies wirklich vorkämen, ob sich nachweisen ließe, daß sich in der That Nukleolarsubstanz in Chromatinfäden umbilde und neue Nukleolen sich aus den Trümmern von Chromosomen aufbauten.

Meine Untersuchungen haben mich gelehrt, diese Fragen mit gewissen Einschränkungen zu bejahen. Es wird daher zunächst darauf ankommen, meine Beobachtungen überzeugend darzustellen und gegen solche kritischen Einwände zu sichern, denen gerade cytologische Studien leicht ausgesetzt sind, die selbst gegen CARNOY's Arbeit erhoben werden konnten. Sodann aber wird es notwendig sein, sich über die biologische Bedeutung jener absonderlichen Erscheinungen klar zu werden, die man, wie ich glaube, von ganz anderen Gesichtspunkten zu erfassen bestrebt sein müssen wird, als bisher geschehen ist. Namentlich werden wir uns unmöglich mit jenen Ausführungen zufrieden geben dürfen, durch die CARNOY versucht hat, alle biologischen Theorien zu

stürzen, die auf die Konstanz oder Kontinuität der chromatischen Substanz gegründet sind.

Diese doppelte Aufgabe ist durch den Titel meiner Arbeit ausgedrückt. Nicht von Anfang an hatte ich das Ziel meiner Untersuchungen so weit gesteckt, vielmehr hat sich das gegenwärtige Ergebnis von dem damaligen Ziel so wesentlich entfernt, daß mir einige Angaben über die Entstehung meiner Arbeit geboten erscheinen, wodurch sich zugleich auch die Anordnung meiner jetzigen Darstellung ergeben wird.

BORN hat, was ich hier mit dankbarer Erinnerung hervorheben möchte, mich zuerst, Ende des Jahres 1898, zu einer Beschäftigung mit dem reifenden Tritonenei angeregt. Er hatte 4 Jahre vorher seine große Untersuchung über die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus veröffentlicht (Archiv für mikrosk. Anatomie, 1894, Bd. 43) und wurde später durch die 1897 erscheinende Arbeit von CARNOY und LEBRUN vielleicht mehr als mancher andere Forscher in Erstaunen gesetzt. Denn er sah nicht nur an dem Objekt, das auch ihm vorgelegen hatte, völlig neue Erscheinungen beschrieben, sondern es wurde hiermit sogar die Zuverlässigkeit seiner eigenen Angaben in Frage gestellt. BORN legte mir damals eine Prüfung der CARNOY'schen Untersuchungen nahe, indem er richtig erkannte, daß, wenn irgendwo eine Quelle für Fehler bestünde, sie in dem Einfluß der Technik zu finden sein müßte. Diese Prüfung wurde dringend notwendig, als im Frühjahr 1899 auf dem Anatomentage in Tübingen FRICK, der selbst früher die Eireifung bei Amphibien untersucht hatte, die neuen Angaben ohne Einschränkung bestätigte <sup>1)</sup>.

BORN hielt die Bilder von Nukleolenauflösungen etc., die CARNOY seiner Abhandlung beigelegt hatte, für Sublimatniederschläge, weil er vermutete, daß die in Sublimat fixierten Eier von CARNOY der Jodierung nicht unterworfen worden wären. Diese Annahme könnte den Leser zunächst verblüffen; indes konnte BORN sie immerhin motivieren. Der belgische Forscher widmet seiner Technik ein ganzes, höchst umfangreiches Kapitel, in dem er über sein Fixierungsgemisch, die Dauer seiner Einwirkung, die Zeit des Ausspülens, den Prozentgehalt der Alkohole ganz exakte Angaben macht und das Verfahren von der Fixierung

---

1) Allerdings scheinbar nur auf Grund von Originalpräparaten CARNOY's. Vergl. darüber später in Kapitel IV, Abschnitt 1.



des Eies bis zur Einbettung in allen Phasen beschreibt. In diesem ganzen Kapitel erwähnt er die Jodierung der Eier mit keinem Worte.

Der Plan meiner auf gar keine längere Zeit berechneten Untersuchungen war zunächst also, festzustellen, ob die Bilder, die man nach der BORN'schen Technik erhält, sich von den nach den technischen Angaben CARNOY's entstandenen unterscheiden und weiter, ob Sublimatpräparate ohne Jodierung, falls sie die CARNOY'schen Bilder bestätigten, dies nicht mehr thäten, wenn sie sorgfältiger Jodierung unterworfen würden. Dies läßt sich in der Weise prüfen, daß man von einem und demselben Ovarium ein Präparat in heißer Chromsäure fixiert (BORN), ein zweites in GILSON'schem Gemisch (CARNOY) und von diesem wiederum ein Portion jodiert, die andere nicht.

Es zeigte sich nun im Verlaufe dieser Untersuchungen, daß die Jodierung, wenngleich sie natürlich auf das Aussehen des Keimbläschens nicht ohne Einfluß bleibt, dennoch zu den merkwürdigen Formen der Nukleolen in gar keiner Beziehung steht. Sodann aber konnten solche Bilder zugleich auch an Chrompräparaten beobachtet werden, nur beträchtlich seltener. Zugleich konnte nachgewiesen werden, daß Chrom und Sublimat das Aussehen des Keimbläschens überhaupt derartig verschieden gestalten, daß je nach dem Fixierungsmittel Karyoplasma, Nukleolen und Chromatinfäden einen völlig anderen Anblick gewähren.

Hierin allein schon schien mir eine Möglichkeit vorhanden zu sein, die Gegensätze zwischen den erwähnten Darstellungen zu erklären: es kam indes hierzu ein anderer von BORN nicht in Rechnung gezogener Einfluß, nämlich der der Färbung. Während BORN gerade in den für die Nukleolenauflösung wichtigsten Stadien der Eireifung eine sehr kräftige Differenzierung überfärbter Eier vornahm (l. c., p. 9/10), färbte CARNOY absolut progressiv. Für den Nachweis von Dingen, deren Formen man kennt, ist regressive Färbung natürlich gefahrlos; um aber Gebilde, die man kennen lernen will, darzustellen, ist sie eine bedenkliche Ursache von Fehlern. Am allerwenigsten kann man bei dieser Methodik erwarten, Dinge mit Sicherheit nachzuweisen, die man weder kennt, noch kennen lernen will; denn in dieser Lage befand sich BORN damals.

Im Zusammenhange mit diesen Beobachtungen erschien es mir notwendig, Fixierung und Färbung weiter zu variieren. So nahm ich, um einen dritten Typus der Fixation zu erhalten, die FLEMMING'sche (schwache) Flüssigkeit hinzu, in einem Falle auch

die ZENKER'sche Lösung. Von Färbungen wurden progressiv die mit DELAFIELD'schem und HANSEN'schem Hämatoxylin angewendet: regressiv wurde mit BÖHMER'schem Hämatoxylin nach BORN's Angaben, mit Saffranin, Boraxkarmin und mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Durch verschiedene Kombination dieser Fixierungen und Färbungen sind wir im stande, zu unterscheiden, inwieweit die Struktur des Keimbläschens eine Funktion der technischen Einflüsse ist. Die Darstellung dieser Erfahrungen werde ich im ersten Kapitel geben und durch geeignete Abbildungen meiner Präparate erläutern. Dies erste Kapitel schließt also mein engeres, ursprüngliches Thema ein.

So trocken dieses Kapitel erscheinen mag: es ist notwendig, um die spätere Schilderung gegen den Einwand zu sichern, es handle sich da um Kunstprodukte. Diejenigen Beobachtungen, die bei jeder Fixierung und Färbung, allerdings bei der einen schöner als bei der anderen, an den Nukleolen gemacht werden konnten, habe ich zunächst kasuistisch im zweiten Kapitel geschildert. Sie sind dort durch eine größere Anzahl von Textfiguren auch dem Beschauer vorgeführt. Da indes außer den CARNOY'schen Originalzeichnungen kein weiterer Beleg der höchst merkwürdigen Formen vorhanden ist, so hielt ich es nicht für überflüssig, auch eine Reihe instruktiver Photogramme davon zu veröffentlichen.

In dem dann folgenden dritten Kapitel findet sich eine zusammenfassende Darstellung von dem Verlaufe der im zweiten Kapitel geschilderten Nukleolenauflösung.

Es lag, wie ich hierzu ausdrücklich bemerken muß, nicht im Plane meiner Untersuchungen, eine abermalige Darstellung von dem Verlaufe der Eireifung selbst zu geben. Soweit hier die größeren Verhältnisse der Eier in Betracht kommen, besteht keinerlei Unterschied zwischen BORN und CARNOY. Die Dinge, auf die es hier ankommt, und in denen die Abweichung liegt, sind selbst bei starken Trockensystemen erst dann zu sehen, wenn man längere Zeit hindurch seinen Blick an diese Formen durch die Betrachtung mit Oelimmersion und starken Okularen gewöhnt hat. Ich gebe also keine Beschreibung von Stadien, sondern schildere, was sich bei verschiedener Reife des Eies an den Nukleolen feststellen läßt.

Hieran schließen sich zwei Kapitel, von denen das erste notwendigerweise die kritische Besprechung der CARNOY'schen Arbeit bringt, sodann aber zur Gewinnung einer umfangreicheren

Grundlage für theoretische Betrachtungen dasjenige berichtet, was gegenwärtig über die Eireifung der Metazoen bekannt ist.

Es besteht kein Zwang für den Leser, mir sodann in das fünfte Kapitel hinein zu folgen, obgleich ich selbst es als organisch mit den vorhergehenden verbunden betrachte, da für mich die umfassende Behandlung der rätselhaften Erscheinungen als Bedürfnis vorlag. Für manchen wird dies Bedürfnis nicht bestehen, und ihm werden die objektiven Darstellungen der vier ersten Kapitel genügen.

Eines sei hier zum Abschlusse noch bemerkt. Es liegen meiner Beschreibung 14 Ovarien zu Grunde, von denen in jedem Falle viele Hunderte von Eiern untersucht wurden. Diese Zahl von Ovarien ist hinreichend, um das zu entscheiden, was ich wollte; sie ist aber verschwindend klein gegen das ungeheure Material, auf das sich CARNOY stützen konnte. CARNOY und LEBRUN haben sich nach ihren eigenen Worten 10 Jahre „wie Galeerensträflinge“ ihren Untersuchungen gewidmet. Da es nicht im Plane meiner Arbeiten lag, eine ähnliche Zeit unter ähnlichen Umständen zu verbringen, so kann ich meine positiven Erfahrungen wohl als eine Bestätigung, negative indes nicht als eine Widerlegung der CARNOY'schen Befunde auffassen.

## Erstes Kapitel.

### Das Keimbläschen des Tritoneneies in Abhängigkeit von Fixierung und Färbung.

Heiße Chromsäure und ihre Wirkung auf Erhaltung und Färbbarkeit des Eies. — Beschaffenheit des Kernes auf verschiedenen Stadien der Reifung. — GILSON'sches Gemisch: Erhaltungszustand und Färbbarkeit. — Beschaffenheit des Kernes. — Progressive und regressive Färbung. — Jodierte und nicht jodierte Präparate. — FLEMMING'sches Gemisch.

Vergleich mit BORN's und CARNOY's Bildern. — Unterschiede auf die Fixierung zurückzuführen. — Nachweise aus der Litteratur. — Kunstprodukte und Kunstdefekte. — Einschränkung dieser Begriffe durch Experiment und Vergleichung. — Ergebnisse des ersten Kapitels.

Nicht allein der Erhaltungszustand eines Objektes, sondern auch seine spätere Fähigkeit, Farbstoffe anzunehmen, muß zur Beurteilung der Güte eines Fixierungsmittels in Betracht gezogen werden. Die drei im wesentlichen von mir angewendeten Flüssigkeiten lassen sich in eine Reihe ordnen, die von der heißen Chromsäure über das Sublimatgemisch zur FLEMMING'schen Flüssig-

keit hinführt. Für das unreife Tritonenei<sup>1)</sup> liefert die Chromsäure die beste Konservierung und die schlechteste Färbbarkeit, das FLEMMING'sche Gemisch die am wenigsten zuverlässige Konservierung und die beste Färbbarkeit. Die GILSON'sche Flüssigkeit steht in der Mitte und giebt, vorsichtig angewendet bei guter Färbbarkeit auch die Formen der Eier gut wieder.

Die heiß (80°) angewendete Chromsäure — ob  $\frac{1}{2}$ -proz. oder  $\frac{1}{3}$ -proz., ist belanglos — erhält die äußeren Formen der Eier auf allen Stadien bewunderungswürdig gut. Es pressen sich höchstens durch die Schnelligkeit der Fixierung die Eier gegeneinander.

Das Keimbläschen liegt dem Cytoplasma enge an. In älteren Eiern findet sich neben dem Kern, oder auch um ihn herum, oft eine feinstreifige Masse, die bereits frühere Untersucher als Kunstprodukt gekennzeichnet haben (SCHULTZE, HOLL, FICK, JORDAN, KING, 13, 17, 24, 23, 79). Selbst wenn, wie oft in meinen Präparaten, diese Masse ohne Spur eines Spaltes dem Kern und dem Eileib anliegt, kann sie nicht als normale Bildung bezeichnet werden, weil keinerlei Bilder zwischen ihr und etwaigen kleineren analogen Bildungen auf früheren Stadien vermitteln. Je jünger das Ei ist, um so glatter ist die Peripherie eines Kernes; auf älteren Stadien zeigt das Keimbläschen fast stets bucklige Auswüchse, die auf dem Schnitt eine Wellenlinie darstellen. Pseudopodienartige Fortsätze treten ohne gleichzeitig zu beobachtende größere Schrumpfung niemals auf. In diesem Sinne haben HOLL, HERTWIG u. a. gegen SCHULTZE derartige Vorsprünge des Kernes für Kunstprodukte gehalten. Erwähnungswert ist die Vermutung von JORDAN (23, p. 294/5), der völlig glatte Kernwände selbst bei guter Fixierung neben unregelmäßig eingezogenen fand, woraus er schloß, daß die Fixierungsmittel, bevor sie den Kern töteten, ihn erst reizten und zu Bewegungen veranlaßten.

Bevor ich mich nun zur Beschaffenheit des Kernes selbst wende, möchte ich für Leser, denen die Born'schen Untersuchungen nicht gegenwärtig sind, kurz eine Schilderung der Geschehnisse des Keimbläschens und der chromatischen Substanz während der Reifung vorausschicken, wie sie nach Born sich im wesentlichen gestalten. Das in den Ureiern vorhandene primitive Kerngerüst löst sich auf, indem seine einzelnen Stücke sich verbreitern und in immer feinere Fädchen und Körnchen zerfallen. So entstehen statt der Fadenstücke gröbere und später feinere „Wolken“ (Stadium 2). Dies führt zu einem Stadium (3), in dem das

1) Mittlerweile habe ich dieselben Erfahrungen für das Neunaugenei gemacht.



Keimbläschen blaß und kaum gefärbt erscheint; die chromatische Substanz befindet sich hier in so feiner Verteilung, daß ihr Nachweis nicht gelingt. Später konzentriert sich das Chromatin wieder, indem eigentümliche moosartige<sup>1)</sup> Figuren auftreten. Hierbei tritt ein sich allmählich verbreiternder, peripherischer, chromatinfreier Raum auf („perimitotischer Raum“ — Stadium 4), während die Fadengerüststränge sich central lagern („Centralkörper“ — Stadium 5). Allmählich unter immer engerer Konzentration bilden sich aus den Moosfiguren wieder dickere Fäden, die dann später in die Chromosomen der Spindel übergehen.

Diese größeren Veränderungen lassen sich in Chrompräparaten leicht erkennen. Die Objekte sind schwer färbbar und eigentlich nur dem BÖHMER'schen Hämatoxylin und dem HEIDENHAIN'schen Verfahren zugänglich. Beide Färbungen liefern nur geringfügige Unterschiede. Im Stadium 1 erscheint das primäre Gerüst aus einheitlichen Fäden zusammengesetzt, die in fast homogenem, farblosem Karyoplasma gelagert sind. Die Auflösung des Fadens erfolgt so, daß er dicht nebeneinander stehende Seitenprossen treibt (Fig. 1a), die nach der dem Faden angewendeten Seite hin in immer zarter werdende Körnchen zerfallen. Es läßt sich später in den Stadien 2 und 3 an Chrompräparaten die Existenz einzelner Fadenstücke zwar noch nachweisen, indes erscheinen sie nur als dunklere, quer- oder längsgetroffene Centren, umgeben von blasseren Zonen (Fig. 4a). Auf der Höhe des Stadiums 3 bietet das Keimbläschen ein glasiges, verschwommenes, filziges Aussehen (Fig. 5a). Bei der gleichzeitig immer mehr herabgesetzten Färbbarkeit ist hier eigentlich nichts in scharfen Umrissen erkennbar; nur vereinzelt gelingt es durch Einstellung der Mikrometerschraube, kurze, glasige Chromosomen zu entdecken. In diesem Stadium bewährt sich die HEIDENHAIN'sche Methode gar nicht, da man entweder keine scharfe Differenzierung oder sehr bald völlige Entfärbung erhält.

Die später auftretenden Moosfiguren erscheinen zunächst als lange axiale Fäden, mit wirtelartig um diese Achsen angeordneten Seitenfädchen (Fig. 7a u. Phot. 4). Ein solches Gebilde ist anfänglich breit und verwaschen, wird aber immer schmaler und schärfer, je weiter die Konzentration des „Centralkörpers“ vorschreitet. Später vermag man dann in ihnen längliche Stückchen

---

1) Moosartige Figuren, Moose nenne ich in meiner Arbeit diejenigen Gebilde, die man sonst als „Lampencylinderbürsten“ (RÜCKERT) oder „Chromatinfadengerüststränge“ (BORN) bezeichnet hat.

eines schärfer färbbaren Achsenfadens zu erkennen (Fig. 16a), während die Seitensprossen in ihrer ursprünglichen Deutlichkeit nicht mehr nachweisbar sind. Es findet Aufspeicherung des Chromatins rückläufig in eben jene Fäden statt. HEIDENHAIN-Präparate liefern deutlich davon abweichende Bilder; denn der dickere, den Seitensprossen übergeordnete, stark gefärbte Achsenfaden ist hierbei bereits zu einer Zeit sichtbar, wo BÖHMER-Präparate noch in allen Teilen gleichartig differenzierte Moosfiguren zeigen. In dem späteren Stadium, in dem die BÖHMER'sche Färbung jenen Achsenfaden zuerst hervortreten läßt, liefert die HEIDENHAIN'sche Färbung längliche, dicke, aus einzelnen Strichen, wie MORSE-Schrift, zusammengesetzte Fäden (Fig. 15a). Diesen haften seitlich senkrecht zur Achse des Hauptfadens dicht bei einander feinere Fädchen an, die weiterhin durch Körnchen sich ins Karyoplasma auflösen.

So tritt bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Färbung eine Uebereinstimmung zwischen der Auflösung des primären Gerüsts (Fig. 2a) und der Konzentration des Chromatins in die Moosfiguren hervor, die das BÖHMER'sche Hämatoxylin nicht so deutlich zeigt.

In vieler Hinsicht anders gestaltet sich das Bild des Keimbläschens, wenn die Eier mit dem GILSON'schen Gemisch fixiert werden.

Das Sublimatgemisch erhält die Eier nicht so gut wie die heiße Chromsäure. Häufig, namentlich bei dotterreichen Eiern, entstehen Spalträume zwischen Zelleib und Kern; ausnahmslos gut werden eigentlich nur junge und mittlere Stadien erhalten. Gute Resultate lieferte gelegentlich die Anwendung der ZENKER'schen Flüssigkeit und des auf 40° erwärmten GILSON'schen Gemisches. — Die Färbbarkeit der Eier ist vortrefflich.

Ich gehe bei der Beschreibung zunächst von Präparaten aus, die nach CARNOY's Vorschrift mit Hämatoxylin gefärbt worden waren. Das Wesen dieser Vorschrift besteht darin, daß CARNOY nach kurzer Färbung auf dem Objektträger die Präparate ohne jegliche Differenzierung so schnell wie möglich in Balsam bringt. Auf diese Weise wird jede, auch die geringste Extraktion vermieden, und es findet gleichsam eine reine Chromatinreaktion statt.

CARNOY wünscht DELAFIELD'sches Hämatoxylin angewendet; ich habe daneben auch eine 3 Jahre alte Lösung von HANSEN'schem Hämatoxylin gebraucht. Beide Färbungen weichen nur im Ton ein wenig voneinander ab, unterscheiden sich sonst aber nicht voneinander.

Abweichungen von Chrompräparaten entstehen bereits bei der Auflösung des primitiven Gerüsts. Hier sind keine ins Karyoplasma zerfließenden Seitensprossen zu treffen, vielmehr nehmen die Fadenstücke das Aussehen eines Filigranwerkes an, durch dessen feinste Ausläufer anscheinend Anastomosen hergestellt werden<sup>1)</sup>. Indem die Hauptfäden immer zarter werden, verlieren sie schließlich ihren Wert als Achsenfäden, und das ganze Keimbläschen erscheint erfüllt von einem allerfeinsten Fadengewirr. Aber selbst hier ist es unter allen Umständen möglich, scharf begrenzte, deutlich gefärbte Chromosomen zu erkennen. Ein Stadium der Wolkenbildung und ein weiteres, in dem das Chromatin unsichtbar fein verteilt ist, existiert bei progressiv gefärbten Sublimatpräparaten demnach nicht (Fig. 6a, Photogr. 16 u. 18).

Zur Zeit der ersten Dotterbildung und der beginnenden Konzentration (vergl. oben Stadium 4) macht sich nun hier eine eigentümliche Veränderung an den Fäden bemerkbar. Sie scheinen wieder dicker, dunkler, ferner aber sind sie länger und oft sonderbar geformt. Ich bilde einige solche Fäden ab (Fig. 11a), um zu zeigen, wie sie schlangenartig oder in Achtertouren in mannigfaltigen Abwandlungen auftreten. Das Verständnis dieser Dinge wird dadurch nun ungemein erschwert, daß hier mit Sicherheit dazwischen andere, dickere Fäden und Stränge zu beobachten sind, die nachweislich, wie das in Kapitel II des näheren gezeigt werden wird, Abkömmlinge von Nukleolen sind; da ferner jene zuerst erwähnten feineren Fädchen fast immer in Verbindung mit größeren Kügelchen stehen, und da von ihnen bis zu den dickeren, nukleolenentsprossenen Fäden alle möglichen Uebergänge bestehen, so wird die Ableitung des Zustandes, in dem sich zu Beginn des Stadiums 4 das Chromatin befindet, in Sublimatpräparaten zweifelhaft. — Es kann, wie es nach Chrompräparaten der Fall zu sein scheint, aus einer Umlagerung des primitiven Gerüsts entstanden sein, es kann aber auch seinen Ursprung in umgewandelter Nukleolarsubstanz besitzen; zum Teil ist dies letztere sogar sicher der Fall.

Bei weiter fortschreitender Konzentration (Fig. 8a, 9a) werden auch hier die Fäden schärfer; es bildet sich der Centralkörper und eine um diesen gelagerte chromatinfreie Zone. Jene Moos-

1) cf. p. 228, Anm. 2.

figuren treten aber hier meist nicht mit solcher Deutlichkeit hervor, wie bei Chrompräparaten. Wohl sieht man bei schwachen Vergrößerungen jetzt bereits oft dunklere Züge auftreten; die aber entstehen so, daß die kurzen Fädchen sich regelmäßig zu lagern beginnen, mit ihren dunkelsten Stellen, den Kügelchen oder den Umbiegungsstellen, hintereinander (Fig. 10a). So entstehen scheinbar Moosfiguren mit einer centralen Körnchenachse und seitlich von diesen Körnchen ausstrahlenden Fädchen. Dabei bleiben aber in Wahrheit die einzelnen Fädchen immer noch isoliert, und selbst in späteren Phasen des Centralkörpers sind allermeist noch isolierte Fäden der beschriebenen Art zu finden (z. B. Photogr. 15).

Daneben treten dann zweitens, namentlich in späteren Stadien, echte Moosfiguren vor, die indes von denen in Chrompräparaten in ihrer Gestalt abweichen. Bei Auflösung durch stärkste Vergrößerungen zeigen sie eine Achse aus hintereinander gereihten Körnchen und Fadenstücken, die jedes einzeln fädige Seitensprossen treiben. Bei weiterer Veränderung werden dann die Achsenstücke immer schärfer, die Seitenfäden immer feiner und kürzer (Fig. 14a).

Endlich kommen drittens nun auch solche Moosfiguren vor, die direkt mit den von Born beschriebenen verglichen werden können, und zwar habe ich diese in Sublimatpräparaten seltener und schon auf früheren Stadien beobachtet, wo noch keine Dotterbildung im Ei stattgefunden hatte (Fig. 12a u. 13a).

Zu den regressiven Färbungen wäre die Durchfärbung ganzer Eier mit Boraxkarmin zu rechnen. Diese für Wirbellose und gelegentlich für Selachiereier empfohlene und gelobte Färbung befriedigt beim Tritonenei wenig<sup>1)</sup>. Junge, dotterlose Eier färben sich gut; das primäre Kerngerüst und seine Auflösung erscheint ähnlich wie bei Hämatoxylinfärbung. Abweichend zeigen sich die Moosfiguren des Centralkörpers. Offenbar weil die Färbung weniger distinkt ausfällt, sind die isolierten Achsenstückchen und die zarten Seitensprossen nicht so differenziert wie bei Hämatoxylinfärbungen. Sie unterscheiden sich hier eigentlich nicht wesentlich von dem Filigranwerk des primären Kerngerüsts.

Prinzipiellen Unterschieden begegnen wir nun bei der Färbung nach HEIDENHAIN. Diese Unterschiede werden, wie

---

1) RÜCKERT (19) hatte allerdings bei größeren Eiern das isolierte Keimbläschen gefärbt.



sich erwarten läßt, auf Entfärbung der feinsten Elemente zurückzuführen sein. So unscheinbar dies dünkt, so auffällig sind die dadurch hervorgerufenen Abweichungen. Die Zustände bei der Verdünnung des Chromatins können nicht mit Sicherheit zur Darstellung gebracht werden, weil der Maßstab für den Grad der Differenzierung fehlt. Entweder bleibt zuviel Farbe im Schnitt, oder der Untergrund wird blaß. In jedem Falle fälschen wir das Bild der ersten Stadien. Dem steht als Vorzug entgegen, daß die stärkeren Elemente viel deutlicher zur Erscheinung gelangen, was namentlich für das dritte Stadium, die schlangelinigen Fäden und deren Ableitung, sehr wertvoll ist. Prächtig treten die — für Sublimatpräparate oben an dritter Stelle — beschriebenen, seltenen echten Moosfiguren hervor. Besonders schön lassen die späteren Moose des Centralkörpers ihre Zusammensetzung aus centralen Körnchen und Fädchen erkennen (Fig. 10a).

Es ist nun der Frage zu gedenken, deren Entscheidung meine Untersuchungen im Anfange gegolten haben, ob nämlich die Jodierung irgendwie wesentlich das mikroskopische Bild beeinflusst.

Es dürfte von Interesse sein, die Behandlung dieser Präparate kennen zu lernen. Hierzu folgende Angaben: Fixation im GILSONschen Gemisch verschieden lange, von 10 bis zu 30 Minuten, je nach der Größe der Eier. — 4 bis 24 Stunden Spülung in fließendem Leitungswasser. — 70-proz. Alkohol. — Im 80-proz. Alkohol Jodierung einer Portion der Ovarialstückchen 3 bis 5 Tage, bis die neu aufgefüllte alkoholische Jodtinktur ihren braunen Ton völlig behielt. Zum Teil wurden die Präparate einzeln untersucht, zum Teil indes auch auf demselben Objektträger jodierte und nicht jodierte Eier behandelt.

Als einzigen Unterschied zwischen beiderlei Präparaten konnte ich feststellen, daß jodierte Präparate eine zartere Färbung geben, sowohl ein feiner abgetöntes und differenziertes Cytoplasma bei dotterlosen Eiern, als auch vornehmlich einen helleren Untergrund für das Chromatin im Kern. Jodierte Präparate färben sich ferner mit Hämatoxylin progressiv schwerer und differenzieren sich nach HEIDENHAIN leichter, so daß auf demselben Objektträger von den verschieden behandelten Präparaten meist eine Reihe überfärbt bleibt, oder die andere zu stark extrahiert ist.

Ich glaube also, daß im Kern selbst allerdings Niederschläge vorkommen, daß sie aber nur in Form feinsten Körnchen das Karyoplasma und die Chromosomen verunreinigen. An nicht jodierten Sublimatpräparaten Beobachtungen an Mikrosomen vor-

zunehmen, wäre demnach natürlich unstatthaft. Dagegen habe ich die größeren, bei einiger Uebung schon mit schwächeren Vergrößerungen sichtbaren Gebilde, die im nächsten Kapitel — oft in Uebereinstimmung mit CARNOY und LEBRUN — geschildert werden sollen, bei jeder Art Präparaten gefunden, bei den zarteren, jodierten oft gerade besonders schön. Diese Gebilde sind unabhängig von Jod und Nicht-jod, zumal sie auch bei Chrompräparaten und solchen aus FLEMMING'scher Flüssigkeit vorkommen. Man wird sicherlich auch nach der Lektüre des zweiten Kapitels zu der Ueberzeugung kommen, daß Schmutz nicht imstande sein kann, derartige Gebilde nachzuahmen, wie sie die sich umgestaltende Nukleolensubstanz bei aller Regelmäßigkeit doch immerhin nicht gesetzlos hervorbringt.

Es bleibt mir nach diesem Exkurs noch übrig, einige Angaben über die in schwachem FLEMMING'schen Gemisch fixierten Eier zu machen.

Dies Gemisch konserviert allerdings nun die Eier gar nicht gut, namentlich nicht in älteren Stadien. Oft ist das Keimbläschen ringsum vom Ei gelöst; die „Höfe“, die sich häufig auch bei anderer Fixation um die Nukleolen herum finden, sind bei der Fixation nach FLEMMING außerordentlich groß. Oft ziehen sich Fädchen von dem geschrumpften Nucleolus durch den Hof radienförmig zum Karyoplasma hin. Auch Verunstaltungen des Kernes sind nicht selten. Gleichwohl halte ich diese Fixation für unumgänglich wegen der herrlichen Färbungen, die sie zuläßt. Unter Kontrolle durch anders fixierte Präparate können die mit Saffranin oder nach HEIDENHAIN gefärbten Schnitte sehr wohl verwendet werden <sup>1)</sup>.

Im histologischen Bilde weichen FLEMMING-Präparate nicht wesentlich von Sublimatpräparaten ab (Fig. 3a) <sup>2)</sup>, unterscheiden sich indes scharf von Chrompräparaten. Auch bei ihnen kommt weder ein „Wolkenstadium“, noch ein Stadium unsichtbar feiner Verteilung des Chromatins je zur Erscheinung. Die Moosfiguren zeigen ebenfalls, wie bei Sublimat, die verschiedenen

1) KOHLBRÜGGE (80) hat seine Eier in Pikrinschwefelsäure fixiert und bei der Einbettung 4—5 (!) Tage in Paraffin gelassen. Kontrollpräparate nach anderer Fixation wendet er nicht an. Ich möchte bereits hier, wo ich den Einfluß der Technik erörtere, ausdrücklich darauf hinweisen, daß ich die Abbildungen, die KOHLBRÜGGE gibt, für diejenigen schwer geschädigter Eier, und die Ergebnisse, zu denen er durch diese Präparate gelangt, demnach zum Teil für falsch halten muß. Näheres hierüber im Kapitel IV.

2) Fig. 3a gilt auch annähernd für das gleiche Stadium der in Sublimat fixierten Eier.

Formen, entweder die Zusammensetzung aus centralen Körnchen mit seitlichen Fäden oder seltener eine centrale Achse mit Seitensprossen. Die letztgenannte Modifikation sieht bei FLEMMING-Präparaten der Auflösung des primären Gerüsts (Fig. 3a) so ähnlich, daß man beide Zustände in ihrem Wesen nicht so scharf zu scheiden geneigt ist wie bei anderen Fixationen.

Es ist aus dieser Beschreibung und meinen Abbildungen, die zum Teil denen BORN's, zum Teil denen CARNOY's gleichen, ersichtlich, daß die Abweichungen zwischen den Ergebnissen beider Arbeiten zum Teil sicherlich auf die Behandlung der Objekte zurückzuführen sind. Die Behandlung mit Chrom liefert eher und deutlicher Abweichungen von Sublimatpräparaten, als die an Sublimatpräparaten selbst vorgenommene oder unterlassene Jodierung Verschiedenheiten mit sich bringt. Es folgt somit weiterhin, daß die Resultate beider Arbeiten bis zu einem gewissen Grade inkommensurabel sind. Das gilt aber auch für die Benutzung sämtlicher Litteraturangaben überhaupt, die nie ohne sorgfältige Erwägung der durch Fixation und Färbung ausgeübten Einflüsse erfolgten sollte. Wie viele Widersprüche mögen durch sie hervorgerufen worden sein!

BORN selbst hat diese Kritik vielleicht am strengsten geübt, indem er die Arbeiten seiner Vorgänger stets auf die Fixierung und Färbung der untersuchten Objekte hin prüft und Abweichungen hierauf zurückzuführen sucht (vergl. p. 47, 53 u. 57 seiner Arbeit). Aber mehr noch: BORN giebt p. 6 an, daß er nach Fixation mit Sublimateisessig zwar in den Anfangs- und Endstadien gute Bilder erhalten habe. „Für die dazwischen liegenden Stadien aber ist der Sublimateisessig vollkommen unbrauchbar. Man mag färben, wie man will, von dem, was ich als Chromatinfadenstränge beschrieben habe (— Moosfiguren —), sind nur Andeutungen zu sehen“<sup>1)</sup>. Da er dann sogar einige Abweichungen in der RÜCKERT'schen (19) Beschreibung auf diese Sublimateisessigfixation zurückführt (p. 53), da er ferner zugiebt, daß in Bezug auf feinste histologische Details die Beschreibung der Chromatinfadenstränge (Moosfiguren) bei FLEMMING, RAHL, SCHULTZE etc., die anders fixiert hatten, mit seiner Beschreibung nicht übereinstimme — da all dies sogar geschieht, so ist es um so wunderbarer, daß er nur seiner Beschreibung

1) Bei BORN nicht gesperrt.

nicht eben jenen Einwand zu machen sich veranlaßt fühlte. Es ist anzunehmen, daß er zu dieser einseitigen Bevorzugung der heißen Chromsäure durch die bestechende Konservierung der äußeren Formen der Eier veranlaßt worden ist.

Eine Reihe von Beispielen aus älteren und neueren Arbeiten soll zunächst darthun, daß die oben erörterten Abweichungen wahrscheinlich typische Funktionen der jeweils benutzten Fixierungsmittel sind.

JORDAN z. B. (23), der mit heißem Wasser fixierte und in steigendem Alkohol härtete, bildet beim Wassermolch Dinge ab, die noch lange nicht auf der Höhe der BORN'schen Abbildungen stehen. GRÖNROOS (49) fixierte mit Sublimat und bildet auf Fig. 2 ein bereits ziemlich reifes Ei des Stadiums 5 von BORN ab. Trotzdem keine Spur von Moosgebilden, nur zerstreute fadenähnliche Gebilde. Eine sehr interessante Angabe finde ich bei RÜCKERT (19, p. 45/46). Während auf dem Stadium feinsten Verteilung an Sublimatpräparaten feinste Fäserchen und Körnchen zu sehen sind, zeigen Präparate aus FLEMMING'scher Lösung auch in dieser Periode die typischen Chromosomen. — CUNNINGHAM (58, p. 145) zeichnet auf Fig. 27, Taf. IV, ein mit Pikrinschwefelsäure fixiertes Keimbläschen, das CARNOY's Bildern auffällig gleicht. Andererseits eine Reihe von Stadien der Eier von *Trigla gurnardus*, die er mit  $\frac{1}{4}$ -proz. Chromsäure fixiert hatte. Deren reifstes Stadium zeigt die Nukleolen an der Kernmembran und innen nichts als blasse, körnige Substanz!! FULTON (60) hat Eier von Knochenfischen mit PERENYI'scher und FLEMMING'scher Flüssigkeit fixiert. Seine Abbildungen auf Taf. III deuten auf tadellose Konservierung. Die Bilder, die den CARNOY'schen fast völlig gleichen, sind sehr auffällig. Auch die Abbildungen, die MISS KING (79) auf p. 304/5 von *Bufo* beschreibt, wurden vorzugsweise durch Sublimateisessig gewonnen. Sie wiederum zeigen die Moosfiguren aus centralen Körnchen zusammengesetzt, deren jedes einen einzelnen Ausläufer besitzt.

All diese Beispiele und meine eigenen Nachweise lassen folgende drei Schlüsse zu:

1) Die Reifungserscheinungen im ganzen bestehen in Auflösung, Verdünnung und Konzentration des chromatischen Gerüsts. So sind jetzt an so vielen Objekten bestätigt worden, daß sie als sichere Erwerbung der Wissenschaft gelten müssen.

2) Die feineren Vorgänge bei der Auflösung, Verdichtung und Konzentration sind keineswegs sicher bekannt. Ihre mikroskopischen Bilder sind bis zu einem gewissen Grade Kunstprodukte.

3) Diese Kunstprodukte erscheinen als Kunstprodukte im engeren Sinne, wo etwas auftritt, was normal nicht vorhanden ist,



oder als Kunstdefekte, wo normal vorhandene Strukturen nicht enthüllt werden.

Wenn es nun als eine Aufgabe der Forschung bezeichnet werden muß, den Umfang des Begriffes „Kunstprodukt“ nach Möglichkeit zu verengern, so ist uns das, da wir ja auf die Fixation angewiesen sind, nur durch Denkprozesse möglich, die auf Grund des Experimentes durch Vergleichung festzustellen suchen, welche Fixierung der lebenden Substanz am nächsten kommt und welche Bilder bei verschiedenen Fixationen am häufigsten sind.

Die Mehrzahl aller experimentellen Untersuchungen beschäftigt sich mit der Frage, welche Einwirkung ein Reagens auf die Zelle und die Gewebe besitze. Hier werden dann verschiedene Objekte ein und demselben Reagens unterworfen<sup>1)</sup>. — Eine ganz andere Aufgabe ist es, zu entscheiden, wie ein und dasselbe Objekt von verschiedenen Reagentien gestaltet wird. Sie

1) BURCHARD (La Cellule, Tome XII, 1897) bespricht p. 362/3 den Einfluß von Bichromatsalzen auf den Zellkern; bei einer Mischung von Kal. bichr. und Sublimat sollen die Chromosomen im Gegensatz zu anderen Fixationsmitteln verzerrte Formen haben. JORDAN (23) sagt über die Pikrinschwefelsäure (p. 271), daß sie die Kernstrukturen der Ovarialeier vernichte. KAISERLING und GERMER (30) geben an, daß Osmiumsäure zu 1 Proz. im Gegensatz zum FLEMMING'schen Gemisch nur geringe Quellung hervorrufe. Durch die Wirkung der Chromsäure im FLEMMING'schen Gemisch komme eine Struktur in das Ei hinein, die vorher nicht darin gewesen sei. „Die Osmiumsäure ist überhaupt als Fixationsmittel für zarte Objekte am meisten geeignet und zu empfehlen. Neben geringfügigen Größenveränderungen bleiben die Konturen und Formen mit großer Schärfe erhalten. Außerdem ist die schnelle Wirkung, welche an der Schwärzung der Dotterkugeln leicht zu kontrollieren ist, ein Vorteil.“ FLEMMING (37) hat indes der Osmiumsäure in seinem Gemisch andere Wirkungen zugeschrieben. Sie bringt lediglich die Nukleolen scharf hervor. „Im Innern giebt sie Kernsaft und Gerüstwerk gleichen Index und läßt sie gleichförmig körnig erscheinen“. . . . . An der Peripherie der Objekte kommen nur die Nukleolen zur Darstellung, reine Osmiumwirkung. Durch die gehärtete Zone tritt wenig Osmiumsäure hindurch, weshalb im Innern wesentlich die beiden Säuren wirken, die außer Osmium im Gemisch sind. — SOBOTTA teilt mit, daß FLEMMING'sche Flüssigkeit mit starkem Osmiumgehalt Tritoneneier sehr gut fixiere, Ovarialeier dagegen mit wenig Osmium fixiert werden müßten. Aus CUNNINGHAM's Arbeit (58) geht hervor, daß an der Peripherie der Stücke, wo das FLEMMING'sche Gemisch stärker gewirkt habe, die Chromatinfäden schwächer und weniger scharf gefärbt seien als im Innern.

muß eigentlich, wenn auch nicht für jedes Objekt, so doch für größere Gruppen von Objekten, jedesmal ad hoc gelöst werden, sobald es an die feinsten histologischen Details geht. Was ich über diese Verhältnisse am Tritonenei ermitteln konnte, möchte ich in folgende Sätze zusammenfassen, denen zugleich auch die Erfahrungen anderer Autoren an diesem und verwandten Objekten zu Grunde gelegt sind:

1) Die Chromsäure verdeckt einen Teil der feineren Struktur des Kernes. Sie macht ihn glasig und opak, hebt aber gleichzeitig die Stellen, an denen das Chromatin dichter liegt, stärker hervor, so daß der Gegensatz zwischen dichteren und mehr diffusen Ansammlungen unberechtigt stark erscheint. — Dagegen sind die Schrumpfung am allergeringsten; die äußeren Formen der Gebilde im Kern — z. B. der Nukleolen — können mit Vertrauen betrachtet werden.

2) Das GILSON'sche Gemisch fällt den Kerninhalt ganz anders als Chromsäure, und zwar in allen seinen Teilen mehr gleichmäßig. Es bringt da distinkte Chromosomen hervor, wo die Chromsäure nur verquollene Wolken zeigt. Der Gegensatz zwischen den dichteren Ansammlungen, wie sie in den Moostiguren der Chrompräparate erscheinen, und der lockeren Verteilung der Chromosomen geht zum Teil dadurch verloren. Die Chromatinfadenstränge von BORN sind wahrscheinlich nur ein spezieller Fall der Konzentration, der einzige, der in dem glasigen Karyoplasma sich deutlich ausdrückt. Und auch dieser eine Fall enthält offenbar noch die beiden Unterabteilungen der Sublimatpräparate, nämlich die mit centraler Körnchenmasse und die mit einheitlicher Achse. Es gelang ja bei geeigneter Färbung, auch an Chrompräparaten Verschiedenheiten darzustellen (p. 223, 224). Die Schrumpfung bei Sublimatpräparaten sind bei kleineren und mittleren Eiern nicht stärker als bei Chrompräparaten, hingegen bei älteren Stadien oft recht beträchtlich.

3) Die FLEMMING'sche Flüssigkeit liefert Bilder, die denen unter 2. auffällig stark gleichen, doch bringt sie starke Schrumpfung mit sich.

Diese Schlüsse, die nur für das Tritonenei mit absoluter Sicherheit gelten, gestatten nun wohl, die Bilder, die mit Sublimat und FLEMMING'scher Flüssigkeit auftreten, als mindestens ebenso nahe, wenn nicht näher, dem lebenden Zustande stehend zu betrachten als die allein durch heiße Chromsäure erhaltenen. Gebilde endlich, die bei allen Fixationen erscheinen, werden mit

großer Wahrscheinlichkeit als eine treue Wiedergabe oder auch als ein typisches Äquivalent des lebenden Kernes betrachtet werden können.

Ich habe in dieser Zusammenfassung des ersten Kapitels der Färbung und deren Variation nicht mehr gedacht. Das Wesentlichste ist darüber oben bemerkt worden. Ich wiederhole lediglich, daß — mag man die Färbung der feinsten Elemente für einen chemischen oder physikalischen Vorgang halten — auf alle Fälle diejenige Färbung das meiste Vertrauen besitzt, bei der jede Differenzierung ausgeschlossen ist. Dem entspricht für den vorliegenden Fall die Anwendung des Hamatoxyliums nach CARNOY's Vorschrift. Die Darstellung kompakterer Elemente gelingt sodann am schärfsten durch die Anwendung des HEIDENHAIN'schen Verfahrens, dessen Resultate allerdings durch die progressiven Färbungen zu kontrollieren sind.

## Zweites Kapitel.

### Die Erscheinungen der Nukleolenauflösung unabhängig von Fixierung und Färbung.

Allgemeines. — 1. Ruhende Nukleolen — 2. Nukleolen in Bewegung. Gang der Auflösung: a) Nukleolen mit veränderter Form, Vakuolisierung, Zerklüftung — b) Nukleolarsubstanz in Auflösung — c) Chromosomenähnliche Gebilde aus Nukleolarsubstanz:  $\alpha$ ) Filamente aus größeren Fäden —  $\beta$ ) Filamente aus Körnchen —  $\gamma$ ) isolierte Filamente. — Anhang: Auflösung ins Karyoplasma — abgeblaßte Formen.

Ich wende mich nunmehr den Verhältnissen der Nukleolen im besonderen zu. Bei erster Bekanntschaft mit dem vorliegenden Objekte fallen uns lediglich solche Gebilde in die Augen, die unter den morphologischen Begriff eines Nucleolus gehören, d. h. eines allseitig scharf begrenzten, runden Körperchens im Kerne. Diese Körper können in Lage, Größe und Färbbarkeit variieren (ruhende Nukleolen).

Bei weiterer Vertiefung in das Objekt zeigt es sich indes, daß auch ihre Form keineswegs unveränderlich ist. Es kommen Körper vor, die nicht mehr rund und auch nicht mehr kompakt sind, sondern in mannigfacher Art Ausläufer, Buckel, Einziehungen, Zerschnürungen und Vakuolisierungen zeigen. Bei einem großen Teil dieser Formen kann man nicht zweifelhaft sein, daß es sich hier noch um Nukleolen handelt, da sich alle nur wünschens-

werten Uebergänge zwischen den Nukleolen und den Umbildungen finden (a).

Man trifft dann aber weiterhin auf Gebilde, deren Bedeutung wir kaum erfassen könnten, wenn nicht die nötigen Uebergänge auch hier schließlich gegeben wären. Wunderlich geformte Massen, kompakt oder vakuolisiert, zeigen bandartige oder fädige Ausläufer, oder es ziehen breite Bänder durch den Kern, in Verbindung mit feinen und feinsten Fädchen. Dies sind Auflösungserscheinungen der Nukleolarsubstanz *καὶ ἐξοχὴν* (b), die ihrerseits nun die letzte Phase vor dem eigentlichen Ende der Vorgänge bilden, nämlich der Entstehung chromosomenähnlicher Gebilde eben aus jenen Umbildungsprodukten der Nukleolarsubstanz (c).

Die Darstellung, die ich nunmehr von diesen Erscheinungen geben werde, soll dieser hier einleitend kurz vorgetragenen Uebersicht folgen. Zunächst werden die ruhenden Nukleolen, sodann die Nukleolen in Bewegung betrachtet werden und unter diesen wiederum der Reihe nach jene oben unter a—c angedeuteten Vorgänge.

### 1. Ruhende Nukleolen.

Ueber die Entstehung der primitiven Nukleolen im Inneren der jüngsten Tiere kann ich nichts Bestimmtes sagen; wie viele andere habe ich sie an dem Fadengerüst zuerst auftreten sehen. Nach den Untersuchungen BORN's und vieler anderer ist es sicher, daß die Nukleolen später zum größten Teil eine peripherische Lage dicht unter der Kernmembran einnehmen. Es wird angenommen, daß sie durch aktive Wanderung dorthin gelangen. Erst bei einer Größe der Eier, bei denen derartig peripherisch gelagerte Nukleolen sichtbar werden, beginnen meine eigenen Beobachtungen.

Völlig kompakte Nukleolen, wie sie BORN — wohl schematisierend — in seinen Figuren zeichnet, kommen nur selten vor. Fast stets zeigen sie eine oder mehrere Vakuolen und in dem dunklen Mantel mannigfache Differenzierungen, wie Körnchen und Fädchen. Allerdings hängt all dies sehr innig mit der Fixation zusammen. Chronpräparate zeigen die Kernkörper in ihren Differenzierungen unscharf; die Vakuolen sind nur verschwommen gegen andere Teile abgegrenzt. Auch die Färbung ist von Einfluß. Bei HEIDENHAIN-Färbung, auch bei Färbung mit BÖHMER'schem



Hämatoxylin z. B. erscheinen die Nukleolen oft wie schwarze oder dunkelblaue Kleeckse; erst bei weiterer Differenzierung wird die feinere Struktur sichtbar, doch erst dann, wenn auch der übrige Kerninhalt seine Farbe stark abgegeben hat. Bereits diese ruhenden, an der Peripherie liegenden Nukleolen zeigen indes schon Unterschiede in der Färbbarkeit. Oft sind nebeneinander liegende verschieden kräftig gefärbt.

In vielen Fällen sind die Nukleolen nicht einheitlich, sondern aus mehreren Klümpchen zusammengesetzt oder besitzen größere oder kleinere Anwüchse. Diese Verhältnisse lassen dann die Annahme zu, daß größere Nukleolen aus kleineren durch Zusammenwachsen entstehen, was auch CARNOY angiebt. Indes muß gerade hierbei auf etwaige Einflüsse der Fixation geachtet werden; denn derartige Bildungen habe ich vorzugsweise bei Ovarien aus FLEMMING'scher Flüssigkeit angetroffen.

Die Größenunterschiede der ruhenden Nukleolen sind beträchtlich. Meist liegen die großen peripherisch, kleinere und allergeringsten im Inneren; doch hat CARNOY recht, wenn er auch gerade die entgegengesetzte Lage für häufiger vorkommend erklärt. Dies ist fast regelmäßig auf dem Stadium des „Centralkörpers“ der Fall (Stadium 4 und 5 BORN's, III<sup>e</sup> période CARNOY's).

Schon der Begriff eines „ruhenden Nucleolus“ also ist schwer abzugrenzen.

Jede Einteilung von diesem Gesichtspunkte aus wird an einem Punkte notwendig künstlich werden müssen, denn unmerklich beginnt der Uebergang der ruhenden Nukleolen zu jenen anderen Formen, die ich als

## 2. Nukleolen in Bewegung

zusammenfassen will. Es sei diese Gelegenheit zu einer Erörterung der Einteilung benutzt, die CARNOY seinen Beschreibungen zu Grunde legt. Eine eigentliche Einteilung ist das nicht, vielmehr stellt CARNOY die verschiedenen Endprodukte der Nukleolenauflösung nebeneinander, die er nun mit verschiedenen Namen belegt. Wenn ein Leser in einer sehr breiten und gar nicht einmal besonders übersichtlichen Darstellung von „strahlenförmigen“ — „schlangenartigen Auflösungen“, von „sekundären Körnerwolken“ und „sekundären Fadensträngen“, von „Zickzacksp sprossen“, „goupillons“ etc. etc. erfährt, so wird er sich eines Zweifels an der Realität dieser Dinge nicht erwehren können.

Dieser Zweifel nun ist, soweit meine eigenen Erfahrungen jetzt reichen, nicht berechtigt. Berechtigt aber ist der Wunsch nach ordnenden Prinzipien, hier wie bei jedem deskriptivem Verfahren. Denn neue Formen lernen wir erst durch ihre Entstehung, ihre Verknüpfung mit Bekanntem ganz verstehen.

Wenn ich nun auf die Entstehung der Formen bei den Auflösungsfiguren zurückgehe, so ist es mir möglich, drei Modi der Auflösung zu unterscheiden. Diese sind 1) die Vakuolisierung, 2) der Zerfall und 3) die direkte Umbildung.

Die Vakuolisierung bedingt bei weitem die meisten Erscheinungen, die an der Nukleolarsubstanz wahrnehmbar sind. Entweder treten die Vakuolen einfach auf. In diesem Falle kann später die „Vakuole“ mit ihren Differenzierungsprodukten die Hauptrolle spielen, oder der „Mantel“, was zu ganz verschiedenartigen Formenreihen führt. Die Vakuolen können auch multipel auftreten; dann entsteht etwas, das ich als Einschmelzung des Nucleolus bezeichnen möchte; die Vakuolen können endlich in feinsten Form den ganzen Körper erfüllen; dann entstehen schaumige Formen oder mächtige Knäuel, die zu weiteren Umbildungen hinleiten.

Wesentlich abweichend sind die Erscheinungen, die durch Zerfall bedingt sind. Hier bilden sich als Endprodukte allerfeinste Körnchen, die dann weiterhin mit fädigen Elementen in Verbindung treten.

Sodann endlich kommen direkte Umbildungen vor, bei denen der Nucleolus in gröbere oder feinere Bänder, Fäden, Strahlen sich auseinanderlegt.

Die nun folgende genauere Besprechung schließt sich der bereits früher oben gegebenen Einteilung an, hat demnach zwar nicht die eben besprochenen Entstehungsmodi zum Dispositionsprinzip, wird aber im einzelnen die hervorgehobenen Momente stets deutlich erkennen lassen.

#### a) Nukleolen mit veränderter Form.

(Hierzu Figur 1—42 u. Photographie 1—14.)

Bedeutende Veränderungen in der Form bringt bereits die Vakuolenbildung mit sich, schon allein dadurch, daß sie bis an den Rand rückt und den Nucleolus so eröffnet (Fig. 1). So können

2 Vakuolen von verschiedenen Seiten her in den Nucleolus

gleichsam einbrechen und nur noch Trümmer von ihm übrig lassen. Schon sehr umgewandelt erscheint ein Nucleolus, wenn centrale und peripherische Vakuolen ihn gleichmäßig zerklüften, wofür ich eine Anzahl von Belegen abbilde (Fig. 2, 3, Photogr. 1 u. 2). Die Mehrzahl dieser Fälle stammt aus den Stadien 1—3; die betroffenen Nukleolen liegen peripherisch oder im Innern des sonst feinfädigen, blassen Kernes. Indes zeigt Abbildung 3 eines Nucleolus aus dem Innern eines Centralkörpers, daß auch in späteren Stadien diese Metamorphose vorkommt.

Eine besondere Art der Vakuolisierung führt zu der sehr wichtigen Form, die ich als Kapselnukleolen bezeichne. Die hier zu betrachtenden Erscheinungen zeigen zugleich, daß die „Vakuole“ kein Hohlraum, sondern offenbar eine das Innere des Nucleolus ganz füllende, schwächer färbbare Substanz ist, die gleichzeitig in sich selbst wieder neue Differenzierungsprodukte zu bilden imstande ist. In den einfachsten Fällen handelt es sich hier um ein einziges, vakuolenartiges Centrum, in dessen Innerem ein dunkel gefärbtes Körnchen liegt. Den Rest des Nucleolus bildet eine Kapsel von wechselndem Aussehen. Sie ist entweder homogen oder durch zahllose kleine Vakuolen schaumig aufgelockert (Fig. 5 u. 6, Photogr. No. 3). Das Bemerkenswerte ist nun, daß die Kapsel oft nicht ringsum geschlossen angetroffen wird, sondern vielmehr in zahlreichen Fällen auf einer Seite geöffnet, so daß hierdurch die Vakuolensubstanz kontinuierlich ins Karyoplasma übergeht. Trifft man den inneren Körper in der Nähe der Lücke, oder in ihr selbst, so hat man es für wahrscheinlich zu halten, daß der Körper aus dem Nucleolus ausgestoßen oder herausgesogen wird (Fig. 7, 8, Photogr. Nr. 4). Komplizierter werden die Formen, wenn die Vakuole und ihre Differenzierungen nicht einfach, sondern mehrfach auftreten, wie es Fig. 9 zeigt.

Indes ist hiermit die Mannigfaltigkeit der Kapselnukleolen nicht erschöpft. Es kann, neben vielfacher Vakuolisierung, die Differenzierung im Inneren auch Anderes als Körnchen hervorbringen. Die Beispiele Fig. 10—14 und Photogr. No. 10 zeigen bizarr ausschende, dunkel gefärbte Körper, Schleifen etc. darin. Beispiel Fig. 15 zeigt im Innern einer offenen Kapsel eine deutlich fädige Struktur. Das allerseltsamste Gebilde, das mir vorgekommen ist, gebe ich in Fig. 16 und Photogr. No. 6 wieder. Es ist ein langgestreckter wurstförmiger Körper, der in seinem Innern eine große Anzahl von dunklen Körpern, in Vakuolen eingeschlossen, aufgereiht enthält.

Ueber das Schicksal dieser Kapselnucleolen, somit auch über ihre Bedeutung geben weitere Funde ziemlich sicheren Aufschluß. Das Ziel dieser Metamorphose ist die Befreiung der Vakuolensubstanz nebst ihren Differenzierungsprodukten aus der Kapsel und ihr Uebertritt ins Karyoplasma. Dies wird erreicht durch ein Einschmelzen der Kapsel selbst (Fig. 17 u. 18). In 18 sind einige Trümmer wiedergegeben, die neben dem Kapselnucleolus liegen; sie zeigen dieselbe Struktur wie die Kapsel des noch intakten Körpers, so daß sie als Reste eines gleichfalls so gestalteten Nucleolus angesehen werden können. — Eine weitere Möglichkeit für den Austritt besteht in der Eröffnung der Kapsel selbst vgl. oben Fig. 7 u. 8, Photogr. No. 4). Besondere Beachtung verdienen in diesem Zusammenhange Erscheinungen, die allerdings selten, doch sicher festzustellen sind, wo aus dem Innern einer Kapsel durch eine Lücke sich eine fädige Struktur nach außen ins Karyoplasma streckt (Fig. 19—21, Photogr. No. 7).

Könnte in all diesen Formen Wert auf eine Differenzierung im Innern gelegt werden, so zeigen die nun folgenden Beispiele im Gegensatz dazu eine am äußeren Teil des Nucleolus, am Mantel sich vollziehende Sonderung. Weitverbreitet sind Erscheinungen wie Fig. 22—24, Photogr. No. 8 u. 9, in denen ein blasser Kernkörper rings mit knopfartigen Anwüchsen besetzt ist. Interessanter sind die Fälle, in denen es sich, wie bei Fig. 25—27, Photogr. No. 10<sup>1)</sup> nicht mehr um kugelige, sondern bereits um fädige Differenzierungen handelt. Man hat hier beim Betrachten der Nucleolen den Eindruck, daß sich bestimmte Flächen oder Streifen der Peripherie in eine stärker färbbare Substanz umwandeln. Der weitere Ablauf dieser Prozesse kann indes nicht sicher nachgewiesen, nur aus einigen Umbildungen vermutet werden. In Fig. 28 rechts ist die Kapsel eröffnet, in 28 links unten ist sie nicht nur offen, sondern auch einseitig ausgezogen; in Fig. 29 findet sich lediglich eine feine, fadenförmige Hülle, ohne Inhalt. In anderen Fällen aber treiben die Differenzierungen selbst feine Fädchen und Fortsätze nach außen ins Karyoplasma.

Ich habe bis hierher zunächst die einfache Vakuolisierung,

1) In Fig. 25 ist der Nucleolus bei verschiedener Einstellung gezeichnet. Sein Umfang ist an dem weißen, kreisrunden Hofe zu erkennen.



sodann die Kapselnukleolen mit centraler und peripherischer Differenzierung besprochen und komme nun zu der diffusen Vakuolisierung, die den Ausgang für zwei weitere merkwürdige Formen bildet. Sehr oft findet man schaumige Körper, die das Aussehen der Beispiele Fig. 30—33, Photogr. 11 u. 12 tragen. Daß es sich hierbei um Nukleolen handelt, erhellt aus ihrer allseitig begrenzten Form, wie auch daraus, daß sie oft noch die Höfe zeigen, die für Nukleolen meist charakteristisch sind. Gelegentlich aber trifft man diese schaumigen Körper ohne scharfe Umrisse und sieht sie sich nur undeutlich von der Umgebung abgrenzen. Hierüber weiter unten (p. 243).

In nahen Beziehungen zu den schaumigen Formen stehen die Knäuelbildungen, die in den folgenden Beispielen dargestellt sind (Fig. 35—39, Photogr. 13 u. 14). Es sind scharf abgegrenzte Körper, die bei wechselnder Einstellung des Mikroskops sich als ein Gewirr von Fäden ausweisen. Daß sie durch Vakuolisierung entstehen, derart, daß die festeren Zwischenwände sich zum Faden differenzieren, ist möglich, aber nicht beweisbar; wohl aber läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit ihre Entstehung aus Nukleolen beweisen, da wir, wie Photogr. 13 zeigt, dicht nebeneinander Nucleolus und Knäuel in derselben Größe und in derselben Färbung antreffen können. Besonderes Interesse beanspruchen Fig. 37—39. Sie stammen aus Eiern des Stadiums II (cf. oben p. 222), in dem die Auflösung des primitiven Gerüsts bereits weit vorgeschritten ist. Hier liegen im Innern einige Nukleolen und einige kleine Knäuel, deren Herkunft und Bedeutung völlig unklar bliebe, wenn nicht eben auch sonst der Ursprung scharf begrenzter Knäuel aus Nukleolen hätte nachgewiesen werden können. Auch Fig. 39\* zeigt einen Knäuel aus demselben Stadium der Eier, dem man seinen nukleolären Ursprung durch den ihn umgebenden Hof deutlich ansieht (in der Figur nur links angedeutet).

---

Als zweiten Modus der Metamorphose habe ich oben (p. 236) neben der Vakuolisierung den Zerfall bezeichnet. Hier, wo zunächst noch von Bildungen gehandelt wird, die zwar keine ruhenden Nukleolen mehr sind, doch immerhin ihre enge Verwandtschaft zu ihnen durch deutliche Uebergänge und sichere Merkmale in ihrer Form erkennen lassen (a, p. 234) spielt auch der Zerfall eine Rolle. Hier entsteht eine große Schwierigkeit, da der Zerfall

eines großen Nucleolus in kleinere von der Entstehung eines großen aus kleineren nicht sicher unterschieden werden kann. Nur eine kleine Anzahl von Bildern läßt sich ziemlich sicher als Zerfall auffassen. So z. B. Fig. 40, wo das Innere eines blassen Nucleolus 4 Schollen aufweist; ferner die hiermit sehr verwandte Fig. 41, in der 4 Schollen ohne Hülle frei nebeneinander liegen. Wäre die Fig. 41 Konkrescenz, so wäre die unregelmäßige Lappung des ganzen schwer zu erklären, da durch Zusammenschluß kleinerer Körnchen bedeutend regelmäßiger Bilder wahrscheinlich entstehen würden. Zweifelhaft sind dagegen Fälle, wie der in Fig. 42 dargestellte.

b) Nukleolarsubstanz in Auflösung.  
(Hierzu Fig. 43—51 und Photogr. 15, 16.)

Die bisher geschilderten Formen besaßen das Gemeinsame, daß sie die Beziehungen zu ursprünglich ruhenden Nukleolen in irgend einer Weise noch zum Ausdruck brachten. Für manche der nunmehr zu beschreibenden Erscheinungen werden demnach ähnliche Entstehungsgesetze angenommen werden müssen, ohne daß dies im einzelnen jedesmal ausgesprochen werden kann; denn wir treffen nun auf Formen, die vielleicht ursprünglich irgendwie vakuolisierte oder sich zerklüftende Nukleolen waren, die sich aber da, wo sie zur Beobachtung gelangen, vom ursprünglichen Typus weit entfernt haben. Diese Auflösungsbilder fallen unter den dritten oben (p. 236) von mir aufgestellten Modus, den der direkten Umbildung, womit angedeutet werden soll, daß im einzelnen Falle der Einfluß der Vakuolisierung oder des Zerfalls nicht mehr nachweisbar ist.

„Kein’ Regel wollte da passen“, könnte man wohl bei der Betrachtung dieser wunderbaren Gebilde ausrufen. Indes besitzen wir eine Analogie für diese Erscheinungen in der amöboiden Bewegung der Leukocyten und Amöben, womit ich bereits einen Punkt aus der zusammenfassenden Besprechung dieser Dinge vorwegnehme. In der That sind die fixierten Phasen amöboider Bewegungen das Einzige, dem die Auflösungen der Nukleolarsubstanz hier verglichen werden können, wenngleich durch specielle Anpassungen hier weit kompliziertere Formen entstehen.

Die zunächst hier abgebildeten Beispiele (Fig. 43—48 u. Phot. 15) entstehen dadurch, daß der durchbrochene Ring eines innen

hohlen Nucleolus sich aufröht, so, daß die beiden einander zugekehrten Enden des Ringes sich voneinander entfernen. Der so entstandene Körper zeigt in seinem Innern außerdem eine durch Vakuolisierung, Knäuelung oder Körnelung bedingte, oft recht komplizierte Struktur. Sehr häufig sah ich Figuren, wie die in den folgenden Figuren 49 und 50 wiedergegebenen. Ein zum Teil noch deutlicher Nucleolus entsendet gleichsam Fangarme, die sich polypenartig ausstrecken und in feinen Verzweigungen endigen (Fig. 49 u. Photogr. 16).

Verwandte Formen sind in Fig. 47, 48 abgebildet. Die Beziehungen zu den eben geschilderten Formen liegen in der Anordnung der ausstrahlenden Arme; jedoch sind sie hier viel weiter und feiner verzweigt als in den vorigen Beispielen. Ueberall aber ist hier noch an irgend einer Stelle etwas von einem Nucleolus zu gewahren (z. B.  $\times$  in Fig 47). In anderen Fällen indes verschwindet auch dieser letzte Anhalt, und es erscheinen dicke kurze oder auch lange breite Bänder, die man sich gleichsam durch Zerfließen eines Nucleolus entstanden zu denken hat (Fig. 51). Die hierdurch entstehenden strangartigen Gebilde können dann ihrerseits wieder die oben erwähnten Differenzierungen (Vakuolisierung) zeigen.

### c) Chromosomenähnliche Gebilde aus Nukleolar- substanz.

(Hierzu Fig. 52—70 und Photogr. 17—21.)

Immer mehr gewinnen nunmehr die fädigen Bestandteile Anteil an der Bildung der Figuren. Schon bei manchen der oben gezeichneten Beispiele kamen Fäden als Bestandteile vor, doch waren sie nur die letzten Ausläufer größerer Massen oder besaßen im Verhältnis zu dem Körper, dem sie entsprangen, nur untergeordnete Bedeutung. Hier nun handelt es sich um weit ins Karyoplasma sich ausstreckende Filamente, deren feinste Verzweigungen oft nur schwer von den darum liegenden Chromosomen zu unterscheiden sind. Man könnte sie in drei Gruppen oder Stufen scheiden, ohne diese Unterscheidung schematisch aufzufassen, da die Gruppen flüssig ineinander übergehen.

Bei der ersten Gruppe entspringen die Filamente von Körpern, die ihren nukleolaren Ursprung entweder ohne weiteres verraten oder erkennen lassen, daß sie aus ursprünglichen, ruhenden Nukleolen auf die oben geschilderte Weise hervorgegangen sind.

Es ist unmöglich, alle hier vorkommende Mannigfaltigkeit zu beschreiben oder im Bilde wiederzugeben. Aus 56 verschiedenen Typen, die ich in meinen Protokollen skizziert habe, wähle ich 8 Beispiele aus, die das Wesentliche darstellen. Fig. 52—57 und Photogr. 17—19 zeigen einzelne Fäden, die entweder einzeln oder an mehreren Stellen die kompaktere Nukleolarsubstanz verlassen. In Fig. 58 tritt ein büschelartiger Faden auf. Interessant ist Fig. 59, wo aus dem Innern eines noch deutlichen Nucleolus ein Faden austritt (vergl. hierzu auch Photogr. 18).

In einer zweiten, durch noch viel zahlreichere Beispiele vertretenen Gruppe entspringen die Fäden aus einzelnen kleinen Körnchen. Diese Erscheinung ist so häufig, daß der Beobachter sie, falls er seine Augen überhaupt erst daran gewöhnt hat, schließlich fast in jedem Ei wahrnehmen kann. Solche Beispiele sind in Fig. 61—63 abgebildet. Die Unterscheidung zwischen diesen Fäden und Chromosomen ist hier, wenn auch schwer, so doch immer noch möglich; in Fig. 64 tritt indes ein Gebilde auf, das von den auf Taf. XII, Fig. 11a abgebildeten Chromosomen nicht mehr zu unterscheiden ist. In Fig. 65 erscheinen Fadenstränge mit Seitenästchen, die an einem Ende mit kleinen Körnchen zusammenhängen. Sehr schwierig erkennbar sind die in Taf. XII, Fig. 10a abgebildeten Verhältnisse, wo sich an Körnchen sitzende Fädchen derart lagern, daß man oft hierin die Bildung von Moosfiguren erkennen möchte. CARNOY nimmt thatsächlich eine Entstehung der Moosfiguren zum Teil auf diesem Wege an (vergl. hierzu die Darstellung auf p. 226 oben).

Diese in Fig. 61—65 gezeichneten Beispiele lassen einen Einwand zu: Wodurch vermögen wir auszuschließen, daß die kleinen Ursprungskörnchen nicht einfach quergetroffene Chromosomen sind? Diese Unterscheidung ist meiner Ansicht nach für die feinsten Körnchen völlig unmöglich. Weder in meine Protokolle, noch in die ihnen entnommenen Beispiele habe ich daher solche zweifelhaften Fälle aufgenommen. Selbst der Umstand, daß die Körnchen meist breiter als die Fädchen sind, schützt vor Irrtum nicht, da auch der Querschnitt eines Fadens dicker erscheint, als seine horizontale Fortsetzung. Daher habe ich nur solche Fälle ausgewählt, in denen der gröbere Ursprung erstens deutlich dicker als selbst der Querschnitt benachbarter Fäden war und wo er zweitens in zahlreichen ähnlich großen und größeren Bildungen seine Analoga im Kern besaß. Hier wäre es dann weiter die Frage, woher denn



diese kleinen Körperchen stammen. Im Zusammenhang mit dem oben Ausgeführten sind sie entweder von dem Inhalt der Kapselnukleolen herzuleiten (vergl. p. 237 und Beispiele daselbst), was mir am sichersten dünkt, oder sie sind durch Zerklüftung größerer entstanden.

Zu dieser Gruppe können auch Fälle wie die in Photogr. 20 und Fig. 66 gerechnet werden, die zugleich einen Uebergang zu der letzten Gruppe bilden. Hier sehen wir Chromosomen völlig aus dicken Kügelchen zusammengesetzt, die durch feine Fädchen verbunden sind. In Fig. 65 überwiegen die Körnchen, so daß der Anblick einer Perlschnur entsteht.

Es gibt nun endlich überaus häufige Beispiele, in denen an bestimmten Stellen des Keimbläschens zwischen den übrigen leicht gefärbten Chromosomen stärkere und dunklere Fäden auftreten, die auf diese Weise deutlich von dem übrigen fädigen Kerninhalt abgehoben sind. Fig. 67 und 68 zeigen solche sehr deutlich, Photogr. 21 zeigt dicke gewundene Chromatinstücke, 69 u. 70 endlich ein wenig feinere, aber immerhin noch gröbere als die übrigen Chromosomen. In solchen Grenzfällen ist es notwendig zu beachten, daß in zahlreichen Beispielen der übrigen beiden unter c) genannten Gruppen auch sonst größere Nukleolen in Auflösung und kleinere Nukleolen in naher Nachbarschaft mit jenen chromosomenartigen Gebilden liegen und gleich intensive Färbbarkeit mit ihnen besitzen. Hieraus vermögen wir erstens sie noch von den übrigen Chromosomen zu unterscheiden und zweitens ihre Entstehung aus Nukleolen wahrscheinlich zu machen.

#### Anhang: Abgeblaßte Nukleolen. — Blasse Flecke Born's.

Abseits der in diesem ganzen Kapitel geschilderten Metamorphosen stehen einige Erscheinungen, die ich hier anhangsweise erwähnen muß. Man beobachtet oft Nukleolen, die — im übrigen vakuolisiert oder zerklüftet — nicht überall scharf gegen die Umgebung abgegrenzt sind (Fig. 17) oder solche, die im ganzen abblässen und schwächer färbbar werden (Photogr. 2), oder endlich solche, die gleichsam wie ausgewaschen erscheinen (Fig. 29). In diesen Fällen handelt es sich offenbar um einen Untergang des Nucleolus unter Auflösung ins Karyoplasma.

Es ist möglich, daß hierher auch die höchst merkwürdigen „blassen Flecken“ gehören, die einzige Metamorphose der Nukleolen,

die BORN beschrieben hat. Diese Flecken sind im Querschnitt kreisrund; sie nehmen fast gar keine Farbe an und übertreffen in ihrer Größe oft die größten Nukleolen. Häufig zeigen sie rings um sich einen Hof, wie ihn sonst nur die Nukleolen besitzen.

Diese Gebilde sind wertvolle Objekte für das Studium des Einflusses der Reagentien. Sie erscheinen nach Chrom fein mosaikartig gekörnt, nach Sublimat mehr glasig, etwa wie Amyloidchollen krankhaft veränderter Organe, nach FLEMING'scher Flüssigkeit hingegen aus zartesten Fädchen knäuelartig zusammengesetzt.

BORN hat diese Bildungen als abgeblaßte Nukleolen bezeichnet. Ob dies richtig ist oder was sonst, muß ich dahingestellt sein lassen, da ich über ihre Entstehung zu keiner etwa durch die Beobachtung von Zwischenformen nahegelegten Ansicht gelangen konnte. CARNOY's Beschreibung von der Neubildung von Nukleolen aus feinen Nukleinkörnchen, die auf ein Plastingerüst aufgereiht sind, würde solche Bilder erklären helfen, doch fehlen auch hierfür — wenigstens soweit ich sehen kann — die nötigen Zwischenformen.

Nicht zu verwechseln sind mit jenen blassen Stellen größere oder kleinere helle Fleckchen; diese entstehen dadurch, daß der Hof eines großen Nucleolus gelegentlich tangential getroffen wird; doch wird dies seltener auffällig, da hierzu der Nucleolus schon eine beträchtliche Größe erreichen muß.

### Drittes Kapitel.

#### Zusammenfassende Darstellung der Nukleolenauflösung.

a) Voraussetzungen. — b) Ablauf der Metamorphose. — c) Die Auflösung der Nukleolarsubstanz in den verschiedenen Stadien der Eireifung. — d) Zusammenfassung.

##### a) Voraussetzungen.

Die im vorigen Kapitel im einzelnen geschilderten und durch Photogramme und Abbildungen belegten Erscheinungen der Nukleolenauflösung sollen hier zusammenfassend besprochen werden. Ich habe mich bemüht, die Befunde bei der Darstellung so anzuordnen, wie meines Erachtens die Formen zeitlich aufeinander folgen, so daß zugleich hierdurch auch der Ablauf einer Auflösung gegeben war. Zu dieser Auffassung sind wir indes

nicht ohne weiteres berechtigt, da die Uebertragung des räumlichen Nebeneinander in das zeitliche Aufeinander vielleicht mancherlei Bedenken begegnen dürfte, die zunächst erörtert werden müssen.

Selbst ein so nüchterner und phantastischer Ausmalung seiner Befunde nach Art CARNOY's abholden Forscher wie BORN hat von einer „Wanderung“ der Nukleolen nach dem Centrum gesprochen, obwohl er diese Wanderung als Vorgang selbst natürlich nicht sehen konnte. Er schloß dies allein aus dem Umstande, daß bei gewissen Eiern die großen Nukleolen peripherisch, bei anderen um den Centralkörper herumgelagert waren, während sie sich bei wieder anderen in dem freien Mittelraum befanden. Mit Recht faßte er daher die räumlich in verschiedenen Präparaten nebeneinander liegenden Bilder als den Ausdruck verschiedener Phasen eines einzigen Vorganges auf. Eine weit ausgedehntere Bedeutung besitzt die Nukleolenwanderung in CARNOY's Arbeit; denn er konnte nicht nur die Größe und Färbbarkeit der Nukleolen, wie BORN allein, sondern auch all die zahllosen „Figuren“ zur Diagnose der in verschiedenen Präparaten miteinander in Beziehung stehenden Nukleolenserien verwenden. Es wird demnach auch bei meiner Darstellung keinem Einwande begegnen, wenn ich von einer Einwanderung der Nukleolen spreche. Liegen in einem Ei des zweiten Stadiums inmitten der Reste des primitiven Kerngerüsts Nukleolen von derselben Größe wie die peripherischen — oder finden sich bei Eiern des fünften Stadiums um den Centralkörper herum, an der Peripherie oder im Zwischenraum zwischen beiden auffällig große Nukleolen von der Form der Beispiele Fig. 43—46, so kann ich in beiden Fällen annehmen, daß die centrale Lage nicht primär, sondern sekundär ist. Anders dagegen ist die Frage nach der Auswanderung der Nukleolen zu beantworten. Daß sich die Nukleolen während der ersten Phasen der Eireifung an die Peripherie begeben, ist sicher, denn man sieht sie dort, während ursprünglich die Peripherie frei war. Ob indes später neue an ihre Stelle rücken, scheint mir nicht sicher bewiesen, auch nicht beweisbar, da alles davon abhängt, ob man gewisse Erscheinungen als Zerklüftung oder als Zusammenwachsen erklären will. Immerhin spricht aber vieles für eine Auswanderung und Neubildung, so z. B. die Bilder, in denen neben großen, vakuolisierten Nukleolen an der Peripherie kleine, kompaktere liegen, ganz besonders das Stadium 5, wo aus dem Centralkörper junge Nukleolen als feine Körnchen ausstrahlen

und in immer größeren Exemplaren bis zur Peripherie verfolgt werden können (vergl. Taf. XII, Fig. 16a).

Bedeutend schwieriger ist nun die Entscheidung darüber, ob eine Herleitung der Figuren selber auseinander unternommen werden dürfe oder nicht. Die Berechtigung hierzu wird gewiß völlig nur von ganz Wenigen bestritten werden, die einen Lebensvorgang der Zelle als solchen zu sehen wünschen, bevor sie ihn als wirklich annehmen. Dieser Nachweis von Vorgängen liegt völlig außerhalb der Grenzen der Morphologie, und dennoch wenden wir die morphologische Methode allerorts zur Analyse von Vorgängen an. Was wüßten wir von der Karyokinese, wenn wir uns nur auf das beschränken wollten, was man an besonders günstigen Objekten als wirklichen Vorgang sehen kann? Was von der Entwicklungsgeschichte überhaupt, was von der Eireifung, was von allen pathologischen Prozessen, wenn wir nicht methodisch die „Stadien“ als fixierte Phasen eines Vorganges betrachten dürften? Nur über die Grenzen dieses Verfahrens im gegenwärtigen Falle wird gestritten werden können. Diese Grenzen aber sind durch sichere Merkmale gegeben, die ich in folgenden Verhältnissen sehe:

1) Oft kann man direkt die erfolgte Umwandlung feststellen. z. B. bei Fig. 43—46. Auch z. B. Fig. 10—15 weisen direkt auf nukleolaren Ursprung hin.

2) Fast stets finden sich in einem Kern mehrere Figuren gleichzeitig, die nur durch geringe Unterschiede voneinander geschieden, nach vorwärts zu komplizierteren und nach rückwärts zu einfachen Formen die Wege weisen.

3) Falls Formen isoliert vorkommen, so lassen sich zahlreiche anderen Orts beobachtete Fälle als Verbindungsformen heranziehen.

4) Handelt es sich um sehr merkwürdige Gebilde, wie z. B. No. 16, so kann per exclusionem der nukleoläre Ursprung angenommen werden.

5) Als sehr wichtiges Merkmal muß die Färbbarkeit gelten; z. B. ich beobachte ich einem Kern tiefschwarz gefärbte Nukleolen verschiedener Größe, daneben feine, zarte Chromosomen und außerdem dickere, tiefschwarze gewundene Bänder von dem Kaliber kleinerer Nukleolen (z. B. Taf. XII, Fig. 17a). Habe ich früher bereits Beispiele kennen gelernt, die solche Bänder im Zusammenhang mit Nukleolen zeigten (vergl. z. B. Fig. 53, 55, 57, 58, 67, 68, 70), so darf ich ohne Gefahr auch diese isolierten



Bänder als Produkte einer Metamorphose von Nukleolarsubstanz ansehen.

## b) Ablauf der Metamorphose.

Nach diesen Voraussetzungen nehme ich somit an, daß jede einzelne von mir beobachtete, insbesondere jede oben gezeichnete Figur einer durch die Fixation des Eies festgehaltenen Phase der Metamorphose eines Nucleolus entspricht. Es ist dies nicht so zu verstehen, daß ein Nucleolus jede einzelne der oben erwähnten Formen zu durchlaufen habe, vielmehr lassen diese Formen die Annahme sehr verschiedener Umwandlungsreihen zu. Da indes zweifellos zahlreiche Uebergänge zwischen Knäuelbildung, Einschmelzung, Vakuolisierung, Zerklüftung etc. stattfinden, und da mehrere dieser Prozesse sich gleichzeitig oder abwechselnd an einem Körper abspielen können, so werden der Analyse schwer zugängliche gemischte Reihen vorwalten, und der ganze Vorgang wird etwas Willkürliches bekommen. Rein schematisch lassen sich jedoch einige sozusagen reine Reihen aufstellen, die ich in folgender Tabelle (p. 248) übersichtlich zur Darstellung zu bringen suche.

Die in dieser Tabelle *cursiv* gedruckten Ausgänge sind solche, die als Endstadien gedacht werden können; es ist bei ihnen noch eine Weiterbildung im Sinne der Beispiele Fig. 57—70 möglich. Die übrigen Ausgänge können dagegen nur als Durchgangsstadien aufgefaßt werden. An e, f, i würden sich Formen wie in Fig. 61—66 anschließen können; das Stadium k, aber auch c, g und h könnte sich in Fig. 53—59 fortsetzen.

Jedenfalls scheint mir unter Wahrung aller möglichen zu demselben Ziele führenden Wege das Ziel stets die Rückbildung alles dessen zu sein, was morphologisch an einen Nucleolus erinnern könnte, hingegen die Produktion fädiger Elemente, die sich schließlich ohne scharfe Grenze unter die Chromosomen des Keimbläschens mischen.

## c) Die Auflösung der Nucleolarsubstanz in den verschiedenen Stadien der Eireifung.

Es ist mir im allgemeinen unmöglich gewesen, einen bestimmten Modus der Auflösung als charakteristisch etwa für eine bestimmte Phase der Eireifung zu erkennen. Der einzige Fall, wo dies wenigstens annähernd zutrifft, ist das Stadium 5 und 6,

## Ruhende Nukleolen.

1. Auflösung ins Karyoplasma	2. Ein- schmelzen	3. Kapselnukleolen mit peri- pherischer Differenzie- rung	4. Direkte Kapsel- bildung	5. Zellfall	6. Um- wandlung in unregel- mäßige Körper
<p><i>Bildung "Au- blaser" Kugeln</i></p> <p>a) b)</p>	<p>Fäden in Zusammen- hang mit Nukleolen- trümmern 2, 3<sup>1)</sup></p>	<p>Elemente an größeren oder feineren Nukleolen 22—29 52—55 d)</p> <p>Dieselben frei im Karyoplasma 3—8 u. a. m. e)</p> <p>Dieselben frei im Karyoplasma 9—16 f)</p> <p>Käuel 15 g)</p>	<p>Größere oder feinere Käuel 35—39 h)</p>	<p>Feine kugelige Elemente im Karyoplasma 40—42 i)</p>	<p>Unregelmäß. Körper mit lappigem Bau und in Beziehung zu Fäden 47—51 k)</p>

dasjenige, in dem sich der Centralkörper gebildet und die Masse der Nukleolen sich um ihn geschart hat. Hier beobachtet man vorzugsweise den bei No. 43—46 beschriebenen direkten Zerfall, der die „perimitotischen“ Nukleolen ergreift und ihre Zerklüftung in kleinere Brocken einleitet. Im Innern des Centralkörpers herrscht die Entwicklung feiner Filamente aus Körnchen vor, wie sie in Fig. 58, 65, 67, 68, 70 angestellt ist. In allen übrigen Stadien, von der Ausbreitung des primitiven Kerngerüstes an bis wieder zu seiner Kontraktion, finden sich gelegentlich alle oben beschriebenen Formen; die meisten der im II. Kapitel abgebildeten Figuren stammen aus der zweiten und dritten Periode (Born's).

Wenn nun auch nicht zwischen den Formen der Auflösung, so besteht doch ein auffälliger Zusammenhang zwischen ihrer Häufigkeit und dem Reifungsstadium der Eier. In den jüngeren Stadien finden sich beträchtlich viel weniger Figuren als später; sie nehmen dann der Zahl nach zu und erreichen ein Maximum in dem dritten und vierten Stadium (Born's). Hier sind sie dann auch am häufigsten nachzuweisen. Gegen die Endstadien hin nimmt ihre Zahl dann wieder bedeutend ab.

Es muß endlich auf eine dritte Beziehung hingewiesen werden. Leicht läßt sich beobachten, daß die Häufigkeit der Figuren während gewisser Stadien keineswegs bei allen Ovarien ein- für allemal gleich ist. Es kann in mehreren Ovarien der Centralkörper reiferer Eier z. B. keine Spur von Figuren zeigen, während dann plötzlich in einem weiteren Ovarium die Fülle der Figuren kaum gesichtet werden kann. Man wird nicht annehmen können, daß sich einzelne Ovarien hierin prinzipiell verschieden verhalten; vielmehr erscheint die Erklärung naheliegend, daß der Eintritt der Auflösungen schubweise in bestimmten Perioden erfolgt.

#### d) Zusammenfassung.

Wenn mir, wie in der Einleitung gesagt, auch im wesentlichen nur an einer Feststellung der an den Nukleolen überhaupt vorkommenden Auflösungserscheinungen lag, so kann ich mich doch der Aufgabe nicht entziehen, nun auch darzustellen, wie sich die Veränderungen der Nukleolarsubstanz in ihrer Gesamtheit während der Eireifung abspielen. Ich gebe diese Darstellung auf Grund der Befunde an den 14 von mir untersuchten Ovarien, wie ich sie in den beiden ersten, und der Voraussetzungen, wie ich sie in diesem dritten Kapitel oben dargestellt habe.

1) Während das primitive Kerngerüst sich außerordentlich verfeinert, ohne indes völlig zu verschwinden, wandern periphere Nukleolen ins Innere, um dort in mannigfacher Weise zu zerfallen und sich aufzulösen. Die Endformen dieser Auflösungen sind Fäden, die schließlich von den bereits bestehenden Fäden des Kerngerüsts nicht mehr zu unterscheiden sind.

2) Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß sich gleichzeitig neue Nukleolen bilden, und daß an der Peripherie verschieden alte Nukleolen nebeneinander liegen.

3) Die Einwanderung und Auflösung der Nukleolen scheint schubweise, periodisch zu erfolgen, so daß man von Nukleolarsubstanz in Ruhe und Nukleolarsubstanz in Bewegung sprechen kann.

4) Bei beginnender Bildung des Centralkörpers sind es nicht allein Moosfiguren (Bürstenfiguren, Chromatinfadenstränge), sondern noch andere, mannigfach geformte Chromosomen (vergl. p. 225 u. 226). Es ist sicher, daß die in diesem Stadium vorkommenden Chromosomen zum Teil nukleolären Ursprung haben. Für alle bestehenden Chromosomen diesen Ursprung nachzuweisen, ist mir nicht möglich gewesen.

5) Durch weitere Konzentration der fädigen Elemente bildet sich eine centrale Masse, um die sich die Nukleolen herumlagern. Diese Nukleolen sind von der Peripherie her eingewandert.

6) Auch sie zerfallen, und zwar in einer für dies Stadium charakteristischen Form, und auch diese Auflösungen erfolgen anscheinend in Schüben.

7) Den Zerfallsprodukten dieser Nukleolen verdankt ein Teil der im Centralkörper vorhandenen Fäden seine Entstehung. Auch in diesem Stadium spricht manches für eine im Innern des Centralkörpers sich vollziehende Neubildung von Nukleolen, die sich zur Peripherie des Keimbläschens begeben.

## Viertes Kapitel.

### Grundlagen einer Theorie der Eireifung.

Kritik der Ergebnisse CARNOY's. — FICK's Mitteilung 1899. — Die Rolle der Nukleolarsubstanz während der Eireifung der Metazoen auf Grund der neueren Litteratur.

Ich bin mit meinen Untersuchungen nun zu demjenigen Punkte gelangt, wo es nötig ist, von den Resultaten auf dem engeren Arbeitsgebiete seinen Blick auf die Beobachtungen an verwandten Objekten zu werfen, um nach Möglichkeit die thatsächlichen Grund-



lagen für theoretische Betrachtungen über das Wesen der Eireifung zu gewinnen. Zuvörderst ist es zu Beginn dieses Kapitels nötig, die Bedeutung der nunmehr öfter citierten Arbeit von CARNOY und LEBRUN zu würdigen und die Stellung meiner eigenen Untersuchungen zu dieser Arbeit zu erörtern, da beide sich in einigen wichtigen Punkten unterscheiden, die französische Arbeit aber die erste war, in der die Auflösung der Nukleolarsubstanz in ihren Beziehungen zur Eireifung theoretisch erörtert worden ist.

Ich habe im ersten Kapitel erörtert, daß die Untersuchungen BORN's, so wichtig sie auch für die Erkenntnis der Reifungsstadien geworden sind, nicht erschöpfend sind, soweit die Veränderungen der Nukleolarsubstanz in Betracht kommen; es wurde auch die Vermutung ausgesprochen, daß die von BORN angewendete Fixierung und Färbung gerade für diesen Zweck vielleicht nicht geeignet gewesen sei. Es sei daher für dies Kapitel von jener Untersuchung abgesehen, die erst wieder im Schlußkapitel für uns Bedeutung erlangen wird.

Es würde eine längere Auseinandersetzung erfordern, wollte ich den Inhalt der französischen Arbeit hier ausführlich wiedergeben; ich verweise auf das zwar mühsam zu lesende, dennoch aber durch die geistvolle Darstellung interessante Original. Als Führer durch die Arbeit kann mit Erfolg das erschöpfende Referat von FICK in dem SCHWALBE'schen Jahresbericht benutzt werden. Ich konnte durch meine Untersuchungen zeigen, daß viele der CARNOY'schen Bilder vollauf der Wirklichkeit entsprechen, und mein Erstaunen, als ich nach längerem Suchen erst vereinzelt und dann immer häufiger jene abenteuerlichen Figuren der Nukleolarauflösung fand, war nicht geringer als das beim ersten Anblick der CARNOY'schen Tafeln empfundene. Wer eine größere Anzahl von Tritoneneiern in Sublimatmischungen oder nach FLEMMING fixiert und die Schnitte mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin oder nach HEIDENHAIN färbt, wird sich mit Sicherheit den Anblick der erwähnten Erscheinungen verschaffen können.

Im einzelnen zeigen somit die von mir gezeichneten Figuren und meine Photogramme wesentliche Uebereinstimmung mit vielen von CARNOY auf den Tafeln VI—VIII abgebildeten Formen. So verweise ich zum Vergleich mit meinen Beispielen 1—3 auf Fig. 39, 4—8 auf Fig. 11, für 9—14 auf Fig. 24, 29, 54, für Beisp. 19 auf Fig. 40 u. 51, für 25—29 auf Fig. 40, für 30—39 auf Fig. 18, 19, 24, für 42—46 auf das Bild des Centralkörpers

in Fig. 44. Auch für die dann folgenden Beispiele wird man die Uebereinstimmung mit zahlreichen Abbildungen der französischen Arbeit feststellen können, z. B. 52 mit Fig. 26 und 28, 65 mit Fig. 45 und vor allem 67—70 mit Fig. 40, wenngleich im einzelnen hier natürlich um so größere Variabilität herrscht, je weiter die Auflösung der Nukleolarsubstanz vorschreitet <sup>1)</sup>.

Einige Punkte der CARNOY'schen Darstellung hingegen konnte ich aus meinem Material nicht bestätigen, so z. B. die Neubildung von Nukleolen aus Körnchen, die sich allmählich mit besonderer Membran umgeben. Vielleicht könnten die „abgeblaßten Flecke“ (vergl. oben p. 243/244) in dieser Art gedeutet werden. — Auch die von CARNOY und LEBRUN beschriebene Verschiedenheit der Resolutionen je nach den Perioden der Reifung habe ich, wie aus Kapitel III zu ersehen, nicht so ausgesprochen nachweisen können. Ich verweise in betreff dieser beiden, für das Wesen des Prozesses nicht übermäßig wichtigen Punkte auf das am Schlusse der Einleitung Gesagte.

Zu diesen Fragen, die etwa an der Hand reichlicheren Materials eine andere Antwort erfahren hätten, rechne ich indes nun das Folgende nicht mehr, weil es zu grundsätzlichen Verschiedenheiten zwischen CARNOY's Auffassung des ganzen Reifungsprozesses und der meinigen führt. CARNOY's Auffassung ist in Kürze folgende: Der nach der letzten Teilung der Geschlechtszellen entstandene Chromatinknäuel löst

---

1) FICK lobt in seinem Referat die CARNOY'schen Abbildungen, die selbst bei Lupenbetrachtung nichts einbüßten. Ich bin nur der Ansicht, daß CARNOY viele Zweifel niedergeschlagen hätte, wenn er diese Abbildungen noch durch einige typische Photogramme ergänzt hätte. Wenn WINIWARTER (76) sagt (p. 123), daß die Abbildungen zum Teil schlecht fixierten oder vertrockneten Präparaten ähnlich sähen, so ist das eine Ansicht, die manche Forscher, z. B. BORN (vergl. Einleitung) geteilt haben werden. Diese Vermutung aber öffentlich ohne Nachprüfung am Objekt selbst auszusprechen, scheint mir als ein Beginnen, das im Interesse aller Forschung nicht scharf genug getadelt werden kann. Nachdem ich mich mit dem CARNOY'schen Objekte vertraut gemacht habe, muß ich gegen WINIWARTER ausdrücklich aussprechen, daß ich auf Tafel VI—VIII keine wesentliche Einzelheit zu entdecken vermag, die als Kunstprodukt gedeutet werden könnte. Allerdings bildet CARNOY meist nur das Keimbläschen, ohne Ei ab, so daß oft der Erhaltungszustand der ganzen Eier weder im guten, noch im üblen Sinne aus den Tafeln hervorgeht.

sich in Nukleolen auf. Diese Nukleolen lassen nach verschiedenen Modi sekundäre Filamente aus sich hervorgehen. Es folgt dann abermalige Auflösung der Nukleolen nach anderer Art (*hétérogénéité*). Abermals Bildung von Figuren. Der in dieser Periode gebildete Centralkörper enthält die Trümmer von Nukleolenfiguren und Auflösungen von Nukleolen selbst. Sodann entledigt sich der Centralkörper aller fädigen Elemente, läßt wiederum aus deren Trümmern neue Nukleolen hervorgehen u. s. f. Es bleibt somit von dem ursprünglichen Chromatinfaden nichts übrig. Die Kontinuität des Chromatingerüsts wird während der Reifung durch eine Anzahl von Nukleolengeschlechtern unterbrochen. Die Chromosomen der Reifungsteilungen sind nicht nur chemisch, sondern auch morphologisch völlig neue Individuen.

Dieser Satz würde allerdings für die Biologie eine große Bedeutung gewinnen, wengleich ich an eine „Umwälzung“, wie sie nach CARNOY einzutreten hätte, selbst dann nicht glauben könnte, wenn CARNOY's Sätze durchweg richtig wären. Die Vertreter bestimmter Lehren der Entwicklungsgeschichte, O. HERTWIG, WEISMANN, BOVERI haben sich, soweit mir bekannt geworden, hierzu noch nicht geäußert. Der einzige Forscher, der bisher die CARNOY'sche Darstellung im Zusammenhange mit Entwicklungstheorien erwähnt hat, ist STRASSER in seinem Vortrage über Regeneration und Entwicklung (69), worin er p. 24 sagt, man könnte, wenn sich CARNOY's Angaben bestätigten, allerdings eine Kontinuität der Kernschleifen-Stammsubstanz nicht mehr annehmen. „Dafür würde man aber an eine Kontinuität der Nukleolenstammsubstanz glauben müssen“<sup>1)</sup>. Er trifft mit diesem Schluß wohl das Richtige. Wir hätten uns in diesem Falle nur vorzustellen, daß der Prozeß unendlich viel verwickelter und fähiger zu individuellen Variationen verläuft, als dies nach hergebrachter Auffassung der Fall ist. Gerade aber, daß dann das Keimbläschen des reifenden Eies als die Quelle unendlich fein abgestufter Variationen erschiene, würde mancher Lehre nicht ungünstig sein, z. B. der von der Variation des Keimplasmas.

1) Im Original nicht gesperrt.

Vorab aber scheint mir die ganze Grundlage, auf der sich solche Theorien aufbauen würden, noch zu schwanken. Ich glaube, gegen CARNOY's Schlüsse vier Einwände erheben zu können, die ich zunächst aufzählen und dann im einzelnen besprechen werde. Es sind dies:

- 1) unwiderlegte Angaben eines bewährten gegnerischen Forschers;
- 2) nicht einwandfreie Seriation der „Figuren“ bei CARNOY;
- 3) die Unmöglichkeit, jedes Fädchen im Stadium 3 und 4 auf Nukleolen zurückzuführen;
- 4) demnach die Unmöglichkeit, vom völligen Untergange chromatischen Gerüsts zu sprechen.

1) Unwiderlegte Angaben eines Gegners. RÜCKERT (22) hat bei dem *Pristiurusei* selbst in dem Stadium feinsten Verteilung eine bestimmte Anzahl gepaarter Chromosomen gesehen. CARNOY hat dies nachuntersucht und seinerseits dieselben Auflösungen wie bei den Tritonen gefunden. Er sagt nun zur Widerlegung RÜCKERT's ganz einfach: „RÜCKERT ist ganz von der Vorstellung befangen, daß seine Chromosomen unabhängig sind und sich in einer bestimmten Zahl erhalten. Diese Vorstellung ist nun aber irrig (!), denn (!) die vorgeblichen Chromosomen RÜCKERT's sind nur Fäden der Nukleolenauflösung. Sie sind also nicht selbständig und von Nukleolen unabhängig“ (p. 173). Nun giebt es doch aber nur zwei Möglichkeiten. Entweder sind die von CARNOY bei der Nachuntersuchung gefundenen Bilder vorhanden, die mit gepaarten Chromosomen schwerlich Ähnlichkeit besitzen. Dann hätte CARNOY auch offen aussprechen müssen, daß er die von RÜCKERT mit so großer Sorgfalt beobachteten und geschilderten Doppelchromosomen für Hirngespinnste erkläre. Oder es sind die von RÜCKERT beschriebenen Bildungen vorhanden, und dann hätte CARNOY erst recht das Wunder hervorheben müssen, das in der Ähnlichkeit zwischen Doppelchromosomen und seinen „Figuren“ bestehe, und hätte demnach RÜCKERT's Irrtum als leicht begreiflich gerade zum Beweismittel für sich selbst verwerten müssen. Eine dritte Möglichkeit, nämlich als Widerlegung einen Satz wie den obigen auszusprechen, scheint mir nicht vorhanden sein. Jener obige Satz ist eine Behauptung, deren Begründung fehlt; er behauptet ganz etwas anderes, als wenn nur gesagt wäre, RÜCKERT habe etwas übersehen; er behauptet, RÜCKERT habe, durch ein Vorurteil verblendet, gesehen und gezeichnet, was in Wirklichkeit gar nicht dagewesen sei.



2) Nicht einwandsfreie Seriation der „Figuren“. Gegen CARNOY's Untersuchung selbst wendet sich bereits v. WIRNWARTER in seiner oben citierten Arbeit (76). Er sagt dort (p. 123) . . . „la sériation même de toutes les inombrables figures n'est nullement prouvée“ — ein Einwand, der nach meiner Ansicht in der That den schwachen Punkt der französischen Arbeit trifft. Statt vieler führe ich 2 Beispiele an. Fig. 30 auf Taf. VII zeigt das Keimbläschen eines mittleren Eies. Man sieht hier außer großen Nukleolen nur eine Menge feinster, zu zarten Serpentinenschleifen geordneter Mikrosomen. Die Figurenerklärung behauptet, diese Mikrosomen seien Reste der Auflösung des ersten Nukleolengeschlechtes. Es wird also die Auflösung des primitiven Knäuels und Bildung eben jenes Nukleolengeschlechtes als der Fig. 30 vorhergehend angenommen. Was hindert nun aber, jene Mikrosomenstränge direkt als Reste des Knäuels aufzufassen, ja was zwingt dazu, es nicht zu thun? — So wird z. B. ferner in Fig. 43, Taf. VIII, gleichfalls die im Centrakörper befindliche körnig-fädige Masse als Zerfallsprodukt centraler Nukleolen bezeichnet, obwohl solche körnig-fädige Masse auch sehr wohl direkt von dem ursprünglichen chromatischen Gerüst herzuleiten wäre.

Ich habe oben versucht, die Grenzen zu definieren, innerhalb derer mir eine Uebertragung des räumlichen Nebeneinander in das zeitliche Aufeinander möglich erscheint. CARNOY und LEBRUN fassen diese Grenzen offenbar sehr viel weiter, wodurch an Stelle der Notwendigkeit die Willkür tritt. Die Autoren sagen sich folgendes: Während bestimmter Phasen finden wir Nukleolen in serpentinenstrangartiger oder körnig-fädiger Auflösung. Solcher Serpentinenstränge und körnig-fädigen Massen kommen vielfach in Eiern vor: folglich sind sie überall, wo sie auftreten, die Produkte von Nukleolen.

Daß dieser Schluß logisch an sich schon unrichtig ist, ist klar. Es kommt eben darauf an, die Fälle auszusondern, wo eine Beziehung auf Nukleolen möglich ist. Diese Sonderung aber ist schwer und auf einem Grenzbezirk meiner Ansicht nach unmöglich. Zudem sagen die Verfasser selbst (p. 153/154), daß die typische Reihenfolge (sériation) der Figuren variere. Es ist somit klar, daß gerade in entscheidenden Punkten die CARNOY'sche Darstellung nicht die Kraft dringender Beweise besitzt, die ihr zu wünschen wäre. Die Autoren werden natürlich zu ihren Ansichten nicht ohne Grund gelangt sein; indes fürchte ich, daß

diese Begründung dem Leser nur faßlich gemacht werden kann, wenn er all die tausend Abbildungen, Photogramme und Präparate selbst durchmustern könnte, die der französischen Publikation als Grundlage gedient haben.

3) Die Unmöglichkeit, jedes Fädchen im Stadium 3 und 4 auf Nukleolen zurückzuführen. Diese Unmöglichkeit, von der ich soeben sprach, ist mir selbst durchaus klar geworden. Ähnliche Bilder, wie die in Fig. 30, Taf. VII, und Fig. 43, Taf. VIII, habe ich ebenfalls gesehen. Oft zwar konnte ich die feinsten Fäserchen und Körnchen auf Nukleolarsubstanz zurückführen. Immer aber blieben in jedem Ei zahlreiche fädige Elemente übrig, von denen ich nicht ausschließen konnte, daß sie in früheren Stadien des lebenden Eies gleichfalls als Fädchen schon vorhanden gewesen seien. Bei immer weiter fortgesetzter Zurückverfolgung gelangte ich dann auf das immer deutlicher hervortretende chromatische Gerüst des Keimbläschens. Obwohl dies kein strenger Beweis ist, den ich gegen CARNOY's Darstellung anführen kann, so ermangelt seine Darstellung des strengen Beweises im positiven Sinne ebenso sehr, wie etwa die meine im negativen Sinne. Bei derartig schwankender Entscheidung aber glaubte ich, auf dem konservativen Standpunkte so lange bleiben zu müssen, bis weitere Beobachtungen wirklich zu seiner Aufgabe zwingen. Die bisherigen genügen dazu keineswegs. Denn nach all dem gelangen wir dazu, gerade jenen Hauptpunkt der CARNOY'schen Lehre vorab in Frage stellen zu müssen, nämlich

4) den Untergang des chromatischen Kerngerüsts. Hier tritt zu dem übrigen noch eine weitere Schwierigkeit dem Verständnis entgegen, nämlich die von CARNOY durchgeführte strenge Scheidung zwischen „Nuklein“- und „Plastin“-Substanzen im Kerne. CARNOY huldigt der Lehre von dem netzförmigen Bau des Karyoplasmas, indem er entgegenstehende Auffassungen (z. B. die HEIDENHAIN's, BÜTSCHLI's) mit abspreekender Kürze als überwunden abthut (p. 204 u. 205). Er versteht unter Karyoplasma keinen flüssigen Kernsaft, sondern ein festes Plastinnetz, dessen Maschen von einem globulinhaltigen Enchylem erfüllt sind. Die Plastinmaschen selbst sind Träger der aus Nukleinen (eigentlich Nukleohistonen) bestehenden chromatischen Substanz. Während der Eireifung nun bildet sich alles fädige „Nuklein“ in Nukleinnukleolen um; es persistiert lediglich das feine, achromatische Plastinnetz.

Daß die Verdünnung des färbbaren Kerngerüstes und seine spätere Konzentration durch die Vorstellung von färbbaren Körnchen, die auf einem achromatischen Fadenwerke gleiten, uns leichter faßlich gemacht werde, erklärt auch HÄCKER (66, p. 33).

In Verfolgung des CARNOY'schen Gedankenganges kommen wir nun indes auf eine beträchtliche Schwierigkeit. Das Platinnetz ist gar nicht oder nur sehr zart färbbar; gezeichnet ist es jedenfalls in mehreren Figuren, kann also ganz unsichtbar nicht gewesen sein. — Das chromatische Fädengewirr, das z. B. RÜCKERT gesehen hat, dessen Persistenz aber CARNOY bestreitet, nimmt während bestimmter Stadien sehr wenig Farbe an. Somit ist es ziemlich unmöglich, zu sagen, ob es sich im einzelnen Falle um ein von vornherein achromatisches Netzwerk oder um ein zwar chromatisches, aber infolge feinsten Verteilung mangelhaft gefärbtes System handle. Ebenso unmöglich ist es demnach, völlig sicher zu entscheiden, ob das Platinnetz allein für sich besteht oder immer noch mit feinsten Körnchen chromatischer Substanz beladen; selbst Doppelfärbungen (z. B. bei BOUIN 70) sind schwerlich beweisend, da ja die chemische Affinität des Platins zur Farbe größer sein kann, als die physikalische der äußerst fein darauf verteilten chromatischen Substanz.

Auch hierin also liegt, soweit ich es beurteilen kann, kein Beweis, daß das „Nuklein“-Gerüst völlig zu Grunde gehe.

Wenn nun auch die folgenden Bemerkungen nicht direkt zu den eben erörterten Streitfragen in Beziehung stehen, so sind sie doch zu einem genauen Einblick in die gesamten, hier in Betracht kommenden Verhältnisse so notwendig, daß ich sie nicht unterlassen kann. Ganz konsequent behauptet nämlich CARNOY, daß sämtliche durch die Umbildung entstandenen Nukleolen, die primitiven sowohl wie alle späteren Geschlechter, Nukleinnukleolen seien, d. h. aus demselben Stoffe beständen wie die Chromosomen selbst, der in fädiger oder körniger Form in einer Platingrundlage enthalten sei. Damit tritt er solchen Autoren entgegen, die die Nukleolen des reifenden Eies als Nukleolen gewöhnlicher Art (echte Nukleolen, Albuminnukleolen) aufgefaßt hatten. Es ist CARNOY's großes Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß die Nukleolen des Tritoneneies nicht diese gewöhnlichen, in ihrer Bedeutung sicherlich nur untergeordneten Körper seien, sondern Umlagerungen der chromatischen fädigen Substanz. Fraglich ist hierbei lediglich, ob das nun für alle Nukleolen gilt.

CARNOY betrachtet als wichtigstes Reagens auf Nuklein die frischen Eiern zugesetzte Mischung von Eisessig-Methylgrün; wenn man diese Reaktion vornimmt, so kann man doch



wohl nur feststellen, welche Nukleolen sich grün gefärbt haben; bei welchen die Reaktion nicht eingetreten ist, kann bei frischen Eiern und bei größeren, isolierten Keimbläschen wohl schwerlich festgestellt werden. Ich habe selbst mehrfach frische Eier und Keimbläschen untersucht und möchte nicht behaupten, an diesen doch immerhin nicht glasklaren Körpern mehr als die Oberfläche genau gesehen zu haben. Auf Schnitten läßt sich jedenfalls eine verschieden starke Färbbarkeit der Nukleolen feststellen, die auf irgend einer chemischen Verschiedenheit der Nukleolen beruhen muß. Vielleicht stuft sich der Nukleingehalt in allen möglichen Graden ab.

Durch CARNOV's Ausführungen veranlaßt, habe ich versucht, mir selbst einen Einblick in die Mikrochemie der reifenden Eier zu verschaffen, habe aber, da man bei der Untersuchung frischer Eier oder Keimbläschen nur Beobachtungen an der Oberfläche anstellen kann, ein anderes Verfahren angewendet. Ich habe die ganzen Ovarialstücke in die Reagentien hineingebracht und nach bestimmten Fristen Proben entnommen. Diese Proben wurden fixiert (Sublimat), eingebettet, geschnitten und gefärbt. Meine Resultate sind noch nicht vollständig und werden später ergänzt werden. Ich vermeide daher eine ausführliche Mitteilung und möchte nur folgendes feststellen:

1) Bei Behandlung mit künstlichem Magensaft im Laufe von 11 Stunden veränderten sich die Nukleolen zum Teil; einige wurden völlig bis auf eine schwach färbbare Hülle aufgelöst, konnten also keine reinen Nukleinnukleolen sein. Die Moosfiguren blieben ziemlich lange bestehen. Nach fünfstündiger Verdauung war in einem mittelgroßen Ei des Stadiums III das Gewirr feiner Fäserchen noch nicht angegriffen und gut färbbar.

2) Bei Behandlung mit starker Kochsalzlösung (25-proz.) bleiben an der Peripherie kleinere, kompakte Nukleolen zurück. Fädige Elemente wurden gleichfalls beobachtet.

3) Bei Behandlung mit 0,3-proz. Salzsäure waren nach einer Stunde die Eier unverändert.

Die Wirkung des künstlichen Magensaftes muß nicht einseitig beurteilt werden, denn im Ei handelt es sich nicht um reine Nukleinsäure, wie etwa in den Köpfen des Lachsspermas, sondern es handelt sich um ihre Eiweißverbindungen; über diese aber sagt KOSSEL (50, p. 184), daß sie die Eigentümlichkeit hätten, den komplexen Verbindungen, denen sie angehören, ihre eigenen, auffälligen Eigenschaften aufzuprägen. „Es ist oft schwierig zu erkennen, daß neben dem Eiweiß noch etwas anderes da ist.“

ZACHARIAS (64) behauptet, daß das Nuklein in den Lachsspermaköpfen nicht verdaut werde, HEINE (46) läßt die Chromosomen in der Mitose verdaut werden. Darauf bezieht sich die Bemerkung CARNOV's, daß die Körper nur so weit zerstört würden, wie das Albumin in ihnen vorhanden ist oder überwiegt. Gerade mit Rücksicht auf die obigen Mitteilungen meiner Verdauungsversuche scheint es mir also, als ob im Ei auch



Nukleolen vorkommen können, deren Nukleingehalt völlig geschwunden ist. Solcher Mitteilungen über „echte Nukleolen“ sind übrigens auch bei anderen Metazoeneiern neuerdings einige weitere erschienen (v. WINIWARTER 76, LÉCAILLOU 81).

In diesem Zusammenhange wäre vielleicht auch der Erythrophilie des Eies zu erwähnen, die früher oft als typisch für die weiblichen Geschlechtsprodukte, im Gegensatz zu den cyanophilen männlichen, angesehen wurde. Es beruhen auf ihr die Mißerfolge der Doppelfärbungen an Tritoneneiern. Prinzipiell müßte es gelingen, die nukleinhaltigen und nukleinfreien Bestandteile verschieden zu färben, und so durch die Farbe schon die Zusammengehörigkeit der Teile nachzuweisen. Ich habe vielfach Doppelfärbungen versucht; sie sind mir, wie aus CARNOY erwähnt, ausnahmslos unbefriedigend ausgefallen. Nur über meine Versuche mit dem BRONDI'schen Gemisch möchte ich hier berichten. Keine der Maßregeln zur Erzielung einer guten Färbung wurde versäumt (dünne Schnitte, Sublimatfixierung, Jodierung des Objektträgers, Aufkleben ohne Eiweiß, Ansäuerung der Schnitte und der Farbe; die Zusammensetzung und Konzentrierung der Lösung sowie die Länge der Einwirkung wurde mannigfach variiert). Es gelang mir nie, auch nur einen Nucleolus, auch nur ein Fädchen grün zu färben, ausgenommen einige ganz junge Eier, bei denen das Grün angenommen wurde. Der Beweis, daß der Mißerfolg am Objekte selbst lag, ließ sich dadurch führen, daß in gelungenen Präparaten die Kerne des Follikelepithels und der Blutkörperchen smaragdgrün, die Leiber der Blutzellen und die Dotterkörner orange gefärbt waren und daß in einigen mit dem Ovarium gleichzeitig und gleichmäßig behandelten Kontrollschnitten aus der Leber des Triton die Farben an den gehörigen Stellen trefflich festsaßen.

Es interessiert hier vor allem die Erythrophilie der fädigen Elemente. Wenn wir zugeben, daß die Nukleolen selbst die Reaktion nicht zeigen können, weil ihr Albuminbestandteil ihnen den Stempel der Albuminnatur aufdrückt, so geht es ebensowenig an, nun das fädige Gerüst als Plastingerüst, bar aller Nukleinbestandteile zu erklären — erstens aus demselben Grunde, zweitens, weil hier die Erythrophilie sicherlich auch noch durch die feine Verteilung des Chromatins physikalisch bedingt ist.

Ich wende mich nach diesen von den Hauptfragen ein wenig abschweifenden Bemerkungen zu der CARNOY'schen Arbeit zurück, indem ich meine Stellung dazu in folgenden Sätzen zusammenfasse:

1) In Uebereinstimmung mit ihm halte ich die Entstehung von Nukleolarsubstanz aus dem Kerngerüst und die Entstehung fädiger Elemente aus Nukleolen für sicher erwiesen.

2) Die Grundanschauung von CARNOY und LEBRUN kann ich nicht annehmen, weil vieles dagegen spricht, und weil die Au-

toren selbst nicht überall den zwingenden Beweis für diese, die gesamten biologischen Anschauungen erschütternden Behauptungen geliefert haben.

a) Es ist bisher nicht erwiesen, daß das chromatische Gerüst zu Grunde gehe.

b) Es ist bisher nicht erwiesen, daß das zarte persistierende Netzwerk frei von chromatischer Substanz sei.

c) Es ist nicht sicher, daß jeder Nucleolus nukleinhaltig sei.

3) Nach meiner Auffassung ist zu jeder Zeit das chromatische Kerngerüst im reifenden Ei morphologisch nachweisbar, wenn auch in äußerst fein verteilter Form. Die Erscheinungen an der Nukleolarsubstanz stellen sich als Vorgänge dar, die sich bis zu einem gewissen Grade unabhängig von jenem Zustande des Kerngerüsts nebenher abspielen.

4) In Anbetracht der Thatsache, daß erstens die chemische Sonderung von Nukleohistonen und Albuminen oft schwer ist, und daß zweitens das typische Platinnetz CARNOY's nicht völlig frei von färbbarer Substanz zu sein braucht, scheint es mir geboten, wenigstens für das vorliegende Objekt diese chemischen Begriffe nicht zu gebrauchen, vielmehr die Bezeichnung Chromatin als Ausdruck eines morphologischen Begriffes anzuwenden. Die Bezeichnungen Oxychromatin und Basichromatin von HEIDENHAIN gestatten eine weitere Klassifizierung im morphologischen Sinne; denn welchem chemischem Körper z. B. das Oxychromatin entspricht, ist ganz und gar unbestimmt.

Ich muß dieselbe Stellung der kurzen Mitteilung FICK's (65) gegenüber einnehmen, wofern wir in ihr eine Bestätigung aller CARNOY'schen Sätze sehen müßten.

Es ist mir indes aus dieser Mitteilung nicht ganz klar geworden, ob FICK eine vorläufige Mitteilung über eigene Untersuchungen, oder nur ein Referat über die damals (1899) noch ganz neuen Entdeckungen CARNOY's gegeben hat. In dem Versammlungsbericht ist bemerkt, daß FICK CARNOY'sche Originalpräparate demonstriert habe.

FICK bestätigt die Entstehung der „federbesen-, lampenbürsten- oder raupenähnlichen Chromatinfiguren aus Nukleolen. Er sagt weiter (p. 69): „Es werden mehrere Generationen von Nukleolen- und Chromatinfiguren hintereinander gebildet“ — (dies läßt sich auch nach meinen Befunden folgern) — „so daß von einem Erhaltenbleiben des Kerngerüsts nicht die Rede sein kann.“ Dieser Konsekutivsatz ist nach meinen obigen Ausführungen vor-

derhand noch nicht zutreffend. Auffällig ist ein Widerspruch, in den FICK dadurch mit sich selbst gerät, denn dicht vorher sagt er: „Wir sehen in der That . . . jene Figuren . . . mindestens zum Teil sicher aus den Nukleolen hervorsprossen.“ Hiernach müßte man annehmen, daß auch für ihn „ein Teil“ der Chromatinfiguren diesen Ursprung nicht allzusicher gezeigt hat.

Noch in einer anderen Äußerung liegt eine Wendung gegen CARNOY. FICK sagt (p. 70/71): Wenn C. alle Nukleolen nukleinhaltig sein lasse, dennoch aber die Annahme mache, daß solche Nukleolen sich in achromatische Substanz auflösen können, so sei dies ein Widerspruch. Allein dieser Widerspruch sei nur scheinbar, denn Achromatin und Chromatin könnten trotz auffälliger Färbungsunterschiede nahe verwandt sein, was chemisch häufig vorkomme<sup>1)</sup>. Das führt zu demselben Schluß, den ich auf p. 260, No. 4 gezogen habe. Denn bei CARNOY ist der Gegensatz ja gar nicht chromatische und achromatische Substanz, sondern Nuklein- und Plastinsubstanz. Auch FICK scheint die Beibehaltung der morphologischen Termini der Annahme jener chemischen vorzuziehen.

Im ganzen glaube ich, daß ich mit meiner Anschauung FICK nicht allzufern stehe; er hat am Schlusse jener Mitteilung weitere Untersuchungen in Aussicht gestellt. Vielleicht werden diese die vorab zweifelhaften Fragen der Entscheidung näher führen.

Ich wende mich nun zu einem Bericht über diejenigen Untersuchungen, die seit dem Jahre 1894 über Eireifung überhaupt erschienen sind, ich habe versucht, diese Arbeiten bis zum Ende des Jahres 1901 mir zugänglich zu machen, um möglichst vollständig zeigen zu können, wie sich plötzlich die Wichtigkeit der Nukleolarsubstanz allen Forschern aufgedrängt hat, was um so bedeutungsvoller ist, als viele dieser Arbeiten unabhängig voneinander entstanden sind und alle mitsammen die verschiedensten Abteilungen der Metazoen behandeln.

RÜCKERT (34) zunächst hat im Jahre 1894 die Eireifung der Copepoden *Cyclops* und *Heterocope robusta* untersucht. Er

1) Beispiele, wie sie FICK hier im Sinne hat, werden von HEINE in der öfter citierten Arbeit angeführt (p. 496). Teer- oder Holzkohle, mit EHRLICH's Gemisch behandelt, giebt je nach den Bedingungen grüne oder rote Farbe !). Frisches und gekochtes Fibrin, gleich lange mit Methylgrün-Rubin G behandelt, dann mit 96-proz. Alkohol ausgewaschen, giebt rote oder blaue Färbung.

findet hier (bei *Cyclops*) einen blaß gefärbten Nebennucleolus, der nie rein wandständig liegt (p. 296/7), sondern mehr central. Die stark gefärbten Hauptnukleolen liegen zum Teil peripherisch, auch oft dem Nebennucleolus kappenförmig auf. Die fädige Substanz breitet sich aus, verfeinert sich, ordnet sich nachher aber nach erfolgter Konzentration zu einer bestimmten Anzahl von Chromatinringen. Während dieser Zeit (p. 297) nimmt der Nebennucleolus durch fortschreitende Vakuolisierung ein haubenförmiges Aussehen an und entwickelt Bänder aus sich (!). Vergl. seine Figg. 5, 6, 7a auf Taf. XXI u. XXII. Diese aus dem blassen Nebennucleolus stammenden Stränge färben sich plötzlich intensiv mit Boraxkarmin. Verf. betont selbst (p. 277) die auffällige Aehnlichkeit des Nukleolenknäuels mit Chromatinfäden und Fädenknäueln. Die erwähnten Stränge des Nucleolus werden dann feiner, teils hängen sie noch zusammen, teils liegen sie im Keimbläschen in Trümmern (p. 298). Sie unterscheiden sich aber von den Chromosomen, indem sie keine Mikrosomen zeigen wie diese und auch nicht so scharf begrenzt sind. — Bei *Heterocope* zeichnet und beschreibt (p. 316) er gleichfalls einen durch Vakuolisierung sich auflösenden Nucleolus (keine Stränge!). Er macht die interessante Bemerkung, daß „der ihm zunächst gelegene Ring gegen ihn eröffnet ist, ein Verhalten, das ich sehr häufig antraf“. — Bei Betrachtung der Figuren 23a, 24b, Taf. XXIII u. XXIV, Fig. 31a, 31b, 32a, Taf. XXV fällt die innige Beziehung auf, die zwischen dem Nucleolus und den Chromosomen besteht, obwohl Verf. im Text nicht darüber spricht. Fig. 33a, Taf. XXV, zeigt einen Nucleolus in Zerschnürung.

KORSCHOLT (40) hat im Jahre 1895 Kernteilung, Eireifung und Befruchtung von *Ophryotrocha puerilis* beschrieben. In dem Keimbläschen vollzieht sich der Vorgang der Reifung so, daß das Netz sich zum Faden umbildet und stärker färbbar wird (p. 578/9). Der Nucleolus tritt schon während des Gerüstwerkes auf, homogen, stark färbbar. Dann Vakuolen, die größer werden, so daß der Nucleolus einen maschigen Bau erhält. Seine Auflösung erfolgt durch Ablassen und Verkleinern. Im allgemeinen verschwindet er zu einer Zeit, wo das Chromatin sich noch in der Ausbildung befindet. — Auffällig ist eine Mitteilung, die er über die Furchungszellen macht. In den Kernen der Furchungszellen und bei den Kopulationskernen entsteht nach der Teilung ein kleiner Nucleolus (p. 562—573), der allmählich anwächst und maschige Struktur erhält. Die Grenze gegen den Kern ist sehr scharf. Die Kernfäden sind erhalten. Allmählich wird die Färbbarkeit des Nucleolus geringer, die des Kernes stärker. — Auflösung der Nucleolusmaschen in Netze von Körnchen. Die Körnchen reihen sich zu Fäden und Bändern zusammen. Untergang des Nucleolus, Anschluß der Körnchen an die Chromosomen (vergl. Taf. XXIX, Fig. 41—61).

Die Untersuchung von HÄCKER (38) aus dem Jahre 1895 hat für unsere Frage wegen ihrer tiefen Gedanken im wesentlichen theo-



retischen Wert und wird später berücksichtigt werden müssen. Es sei nur bemerkt, daß er bei Copepoden einen durch Vakuolisierung schließlich verschwindenden Hauptnucleolus und mehrere kleinere Nebennukleolen beobachtet hat. Diese Erscheinungen stehen mit der Verdichtung der chromatischen Substanz in zeitlichem Zusammenhang.

GEMMIL'S (48) Arbeit über die Eibildung bei den Anuren (1896) handelt von der feineren histologischen Veränderung des Keimbläschens nicht, sondern lediglich von der Differenzierung des Eies und der Follikelzellen.

In der von GRÖNROOS (49, 1896) gegebenen Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders findet sich als jüngstes Stadium ein schon ziemlich weit entwickeltes Ei abgebildet (p. 171 ff. u. Taf. VII/VIII, Fig. 2). Das Ei enthält reichlich Dottermaterial. Trotzdem zeigt der Kern die Charaktere des Born'schen Stadiums 3.

WOLTERECK (63) hat im Jahre 1898 die Bildung und Befruchtung des Ostracodeneies geschildert. Während der Periode des Wachstums treten in den Zellen der Keimdrüse verschiedenartig geformte Nukleolen auf. Meistens, nicht immer, löst sich der primäre Nucleolus in einzelnen Körnchen auf, die dann wieder scheinbar zu größeren zusammentreten (p. 600). Die indifferenten Eier differenzieren sich in Nährzellen und Eizellen. In jenen verschwindet der Nucleolus und die Chromosomen, in diesen vergrößern sich beide Gebilde (p. 604). Nach dieser Differenzierung liegt das Keimbläschen des Eies in den meisten Fällen der Peripherie angelagert (p. 606)<sup>1)</sup>. In der weiteren Entwicklung der beiden Zelltypen prägt sich ein Parallelismus aus, indem die Nährzelle in ihrem Kern chromatinleer wird in dem Maße, wie in der Eizelle der Nucleolus deutlich und scharf konturiert ist, während zur Zeit, wo der Kern der Nährzelle von tiefdunklem Chromatin erfüllt ist, sich die nukleäre Substanz des Keimbläschens in Form von feinsten Bläschen oder Körnchen vorhanden oder gar nicht nachweisbar findet (p. 605). Zwischen die Differenzierungsperiode und die Reifungsperiode ist ein Stadium des Wachstums eingeschaltet, in dem die Chromosomen fast vollständig verschwunden sind. Wenn sie wieder auftreten, ist ihre Substanz relativ kleiner als vorher (p. 605/6). In den Nukleolen älterer Eier treten Vakuolen auf, die Verf. als Alterserscheinungen auffaßt (p. 617).

Ich komme zu der Abhandlung von CUNNINGHAM (58, 1898): On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain marine Fishes (Scholle, Trigla, Flunder, Steinbutte wurden untersucht).

1) Diese Notiz möchte ich ganz besonders hervorheben, weil sie neben vielem anderen ein Hinweis darauf ist, daß der Kern mehr das ernährungsbedürftige als das ernährende Element der Zelle ist (vergl. später).

Ich messe dieser Untersuchung des englischen Forschers, die noch unabhängig von CARNOY und LEBRUN entstanden sind, gleich der oben erwähnten von HÄCKER wegen ihrer theoretischen Ausführungen einen ganz außerordentlichen Wert bei. CUNNINGHAM findet als junge Stadien beim Flunder ein schwach gefärbtes Kernnetz, einen stark gefärbten Nucleolus, später: ein stark gewachsenes Keimbläschen, mehrere kleine Nukleolen an der Peripherie — im Innern ein Netzwerk mit einzelnen stärker gefärbten und deutlicheren Streifen (p. 143). Bei der Scholle beschreibt er ein späteres Stadium. Dotter ist noch nicht gebildet. Im Kern 2 Zonen. In der centralen liegen Fäden, aus einzelnen geraden und gebogenen Stücken bestehend, von unregelmäßiger Richtung. Mit Immersion erscheinen sie federartig. Die peripherische Zone fein-retikulär. Verf. erklärt die beiden Zonen nicht durch Konzentration, sondern durch Wachstum des Keimbläschens, wobei das Chromatin an seiner Stelle bleibe (p. 144). Während der Dotterablagerung wandern die Nukleolen ins Centrum (p. 145)<sup>1)</sup>. Auf Taf. IV in Fig. 27 ist dann ein Keimbläschen dargestellt (Erklärung auf p. 145), das CARNOY's Bildern auffällig gleicht. Keine distinkten Chromosomen, Nukleolen mit Fadenstücken im Zusammenhang. In Fig. 29 sehen wir ein Keimbläschen der Steinbutte (Erklärung auf p. 146/7), das einen Ring von rutenförmigen, stark färbbaren Fäden zeigt. Diese Fäden stellen nach CUNNINGHAM's Vermutung einen Uebergang der aus Nukleolen entstandenen Fäden in die feinfädige Chromatinmasse dar. Der Verf. bemerkt schließlich noch ausdrücklich (p. 158), daß er „could not resolve the network into a continuous filament or into separate chromosomes“. Seine Ergebnisse gleichen somit in allen wesentlichen Stücken den Ansichten, zu denen ich durch meine Untersuchungen geführt worden bin.

Ich erwähne nur kurz eine Arbeit von LENSSEN (61, 1898). Die kurze Mitteilung ist höchst unklar und geht nicht ins Specielle. Soweit überhaupt ersichtlich, handelt es sich bei *Hydatina senta* um geringere Färbbarkeit des Chromatins, Größenzunahme des Kernes, Verschwinden der Kernmembran und des deutlich färbbaren Nucleolus.

FULTON (60, 1898) hat Ovarium und Ovarialeier von *Lophius piscatorius* und *Zeus faber* untersucht. Sein Material war offenbar

1) Auch diesen Punkt bitte ich zu beachten, da er all denen unbequem wird, die einen direkten Einfluß der Nukleolarsubstanz auf die Dotterbildung verteidigen, ausgehend von der Erwägung, daß der Kern ein trophisches Centrum für die Zelle sei (vergl. Anm. auf p. 263 u. später).

hervorragend gut fixiert. Er beschreibt zunächst ein zartes Netzwerk, dann Bildung von Nukleolen aus diesem Netzwerk; diese wachsen und wandern zur Peripherie, während das Netzwerk feiner wird (p. 127). In dotterreichen Eiern sammeln sie sich in der Mitte und scheinen dort Umwandlungen einzugehen, da sie sich in kleinere granulierten Körper umwandeln, und da außerdem im Innern solche Körper vorkommen, zahlreich, viel kleiner und zu Schlingen und Knoten geordnet. Auf Taf. III sind solche Bilder dargestellt (Fig. 14), ferner in Fig. 7 die Auflösung (oder Zusammenschluß? Ref.) eines Nucleolus in einen Körnchenhaufen. Bilder, die sich mit den CARNOY'schen vergleichen lassen, finden sich dann auch auf Fig. 5, 9, 12 und 6.

Die erste Nachricht über Eireifung bei tiefstehenden Metazoen erhalten wir durch MAAS (67, 1899), der das wachsende Ei von *Sycandra* (Spongie) beschreibt. Auch hier tritt feinste Verteilung des Chromatins ein; tinktorielle Verschiedenheit des großen Nucleolus. Später wieder dichteres, färbbares Gerüst, Verkleinerung und Verdichtung des Keimbläschens. Immer deutlichere und kürzere Schleifen, Nukleolen in wechselnder Zahl und Größe.

Die gleichfalls (1898) erschienene Arbeit von OBST (68) legt den Hauptwert auf die Untersuchung der Nukleolarsubstanzen. Die Eier der von ihm herangezogenen Mollusken und Arachnoiden sind offenbar den Doppelfärbungen sehr günstig; die mit Boraxkarmin durchgefärbten Eier besitzen außerdem noch Affinität zu Methylgrün oder Solidgrün. Es ist diese Doppelfärbung meiner Ansicht nach ein Hinweis darauf, daß wir zwar zwei chemisch verschiedene Substanzen durch sie nachzuweisen vermögen, nicht aber, daß wir nun etwa die cyanophilen Bestandteile als Nuklein-, die erythrophilen als Albuminkörper diagnostizieren können. Denn es färbt sich ja das primitive Chromatingerüst (das Chromatin ist ursprünglich grob, später fein verteilt), ein sicherlich also nukleinhaltiger Körper, rot, andererseits nehmen gewisse Nukleolen das Methylgrün typisch an. Durch diese Methode weist OBST nach, daß im Mollusken- und Arachnoidenei zwei Arten von Nukleolen auftreten. Blaue Nukleolen sind schon bei den jüngsten Primordialeiern da. Ferner entstehen sie spontan als feinste blaue Körnchen. Die roten entstehen aus Chromatinbrocken; die kleinsten sind von Mikrosomen nicht zu unterscheiden. Durch Zusammenschluß kleinerer blauer und kleinerer roter entstehen größere in jeder Farbe. Sodann kommen Nukleolen in Uebergangsfarben vor, sowie vor allem rote Ablagerungen auf blaue Nukleolen. Untergangserscheinungen wurden nur an blauen Nukleolen beobachtet, und zwar kam vor 1) Zerfall; die Trümmer waren erythrophil; 2) Vakuolisierung.



Vakuolisierte Nukleolen blieben bis in die erste Spindel hinein bestehen, wurden dann nicht mehr beobachtet.

Dieser sehr interessante von OBST geschilderte Vorgang zeigt uns also gleichsam den Lebenslauf der Nukleolarsubstanzen: aus dem Chromatin entstehend und wieder zu ihm zurückkehrend, durchlaufen sie eine Periode, in der sie sich chemisch different verhalten. Es ist zu bedauern, daß OBST nicht mit anderen, einfachen Färbungen versucht hat, die feineren morphologischen Verhältnisse der Kerngebilde zu untersuchen. Vielleicht hätten sich hier auch morphologische Beziehungen zwischen körnigen und fädigen Substanzen ergeben.

DEAN (71, 1900) beschreibt leider nur makroskopisch das unreife Ei von *Myxine glutinosa*. Vielleicht erhalten wir durch ihn auch eine mikroskopische Analyse der Reifungsvorgänge, die sicherlich gerade bei diesem Objekt von wesentlicher theoretischer Bedeutung sein werden.

Die Untersuchungen v. WINIWARTER's (76, 1900) haben Säugetiere (Kaninchen und Mensch) zum Gegenstand. Ich kann eine ausführliche Besprechung dieser langen Arbeit hier nicht geben, namentlich nicht insoweit sie die feineren Veränderungen des Knäuels betreffen. Dieser Knäuel ist zunächst fein im Kern verteilt und unterliegt dann einer Konzentration (noyau pachytène). Zu dieser Zeit liegt im Innern des Keimbläschens ein einziger Klumpen chromatischer Fäden, der feine Ausläufer zur Peripherie entsendet. Nach diesem Stadium findet dann eine abermalige Ausdehnung des Gewirrs zu einem Faden statt, der sich nun segmentiert. Die Fäden werden spitz, mit dornenartigen Anhängen versehen; sie anastomosieren und stehen teils mit „echten Nucleoli, teils mit Chromatinballen in Verbindung. Es sondern sich von diesem Faden dann auch einzelne Körnchen, die solche Ballen bilden.

Diese Beschreibung fordert zu einem Vergleich mit der anderen, viel älteren, gleichwohl aber einzigen ausführlichen auf, die HOLL (29) im Jahre 1893 von dem reifenden Ei der Maus gegeben hat. Hier findet sich (p. 255) zunächst im Ei ein Fadenwerk mit stärkeren Chromatinmassen an den Knotenpunkten; ferner sieht man 2 Kernkörperchen, die bald kuglig, bald unregelmäßig gestaltet sind. Die Netzfäden stehen mit ihnen im Zusammenhang. Das Fadenwerk wird lockerer, ein Kernkörper wächst heran. Später geht das Fadenwerk ganz zu Grunde (2), und aus dem Kernkörper treten gefärbte Körner aus. Aus dem Kernkörper selbst entwickeln sich dann die Chromosomen der Spindel, nachdem er vorher sich in gröbere Brocken aufgelöst hat.

Hierzu bemerkt BORN (p. 51) lediglich: „Die Darstellung HOLL's von den Reifungserscheinungen beim Ovarialei der Säuger bietet mit unserem Objekte im übrigen kaum Vergleichungspunkte.“ Wir werden sehen, daß sich deren in weiterem Zusammenhange



doch eine Reihe finden, zumal wir in der Darstellung v. WINIWARTER's eine interessante Bestätigung und zugleich Erläuterung der HOLL'schen Arbeit erblicken dürfen. Eigentlich indes scheint mir die HOLL'sche Arbeit, obwohl sie sich nicht so in Einzelheiten verliert, trotzdem die bei weitem tiefere zu sein. Was WINIWARTER als noyau pachytène beschreibt, ist wohl sicherlich der große Kernkörper von HOLL. Diesem wäre es dann entgangen, wie die feinen Netzfäden, die er zu Grunde gehen läßt, sich in eben diesen Kernkörper zurückziehen. Andererseits hätte er dann auch die abermalige Entwicklung chromatischer Substanz aus dem Kernkörper nicht so fein analysiert, wie nun neuerdings WINIWARTER. Ich glaube, wir können annehmen, daß sich während einer gewissen Periode in Säugetiereiern die chromatische Substanz in einen fädigen, nucleolusartigen Körper zusammenzieht, der feine Verbindungsästchen zu peripherischen Chromatinanhäufungen sendet, und daß später unter Entwirrung aus diesem Knäuel die Chromosomen hervorgehen.

Aber auch während der ersten Phasen, vor der Konzentration, finden sich bei WINIWARTER Dinge abgebildet, durch die eine vorübergehende Umlagerung fädiger Elemente in unregelmäßigungskuglige bewiesen wird. Hierauf hat auch FICK in seinem Referat hingewiesen. Von den späteren Stadien giebt WINIWARTER selbst diese Thatsachen zu (vgl. oben). So sehr sich WINIWARTER dagegen ausdrücklich verwahrt, so sehr müssen seine Mitteilungen demnach geradeswegs als Bestätigung der CARNOY'schen Befunde angesehen werden. Hierzu möge man die Figuren 19—22, 39—41, 78, 79 u. 80 der WINIWARTER'schen Arbeit vergleichen.

Sehr wichtig ist weiterhin die Untersuchung von BOUIN (70, 1900) über die Histogenese der weiblichen Geschlechtsdrüse von *Rana temporaria*, in der er auch auf die Reifungserscheinungen der Eier eingeht. Es wird nach ihm (p. 330—337) der Chromatinknäuel unregelmäßig, es entstehen Auswüchse, die körnig zerfallen. Die Körnchen sind mit basischen Farbstoffen färbbar. Sie liegen einem vorher undeutlichen, jetzt immer deutlicher sichtbaren Netz an, das sich mit sauren Farbstoffen färbt. Die basophilen Chromatinkörner lagern sich an Nukleinnukleolen an, oder bilden an den Knotenpunkten neue Nukleolen. Daneben treten auch vereinzelte sog. „echte“ (d. h. acidophile) Nukleolen auf. Auf der Höhe der Reifung enthält der Kern (p. 325) „nucléoles chromatiques nombreux, nucléoles, qui contiennent la totalité de la chromatine du noyau“ . . . . (p. 333). „Les nucléoles sont bien formés aux

dépens de la substance chromatique, basichromatique du filament nucléinien, et ils présentent les réactions de la nucléine“ . . . . Die weiteren Umbildungen versteht er in einer späteren Mitteilung zu schildern. Er deutet nur an (p. 333): „Ces taches germinatives subiront une série de transformations, que nous nous réservons d'étudier ultérieurement“.

An dieser Arbeit ist, soweit die hier besprochenen Fragen in Betracht kommen, lediglich die Terminologie unklar. Denn BOUIN gebraucht Chromatin, Nuklein, Basochromatin derartig als Synonyma, daß bedauerliche Verwirrungen entstehen. Nach den oben wiedergegebenen Citaten gelangt er zu zwei Schlüssen. Das eine Mal (p. 333) sagt er: „Nous confirmons ainsi les faits décrits par CARNOY et LEBRUN chez les Urodèles.“ Bald darauf (p. 335) indes betont er, daß nicht die ganze Substanz des chromatischen Knäuels verbraucht werde. Im Gegenteil, der Knäuel, seines Chromatins (soll heißen Nukleins?) beraubt, bestehe einige Zeit, scheinbar ohne morphologische Veränderungen erlitten zu haben. Er schließt sich in dieser Hinsicht ausdrücklich an RÜCKERT, CUNNINGHAM, BORN und JORDAN an, indem er zugleich seinen Gegensatz zu CARNOY betont. Ich meine, daß die Ergebnisse BOUIN's sich ausdrücken lassen, wie folgt: Der ursprüngliche Knäuel ist basophil. Diese Eigenschaft verliert er allmählich, indem basophile Körnchen sich zu basophilen Nukleolen zusammenschließen. Alle basophile Substanz geht diese Metamorphose ein. Der Knäuel selbst wird währenddessen acidophil. Wie sich nun die basophilen Nukleolen mit dem acidophilen Gerüst wieder vereinigen, ist von BOUIN noch nicht beschrieben worden. Statt basophil könnte im CARNOY'schen Sinne nun auch immer nukleinhaltig gesetzt werden. Ob indes der acidophile Knäuel das Plastingerüst CARNOY's darstellt, ist aus den Gründen, die ich oben erörtert habe, zweifelhaft. Mit demselben Rechte könnte die Acidophilie auf die feine Verteilung des ursprünglichen Gerüstes bezogen werden, das indes persistiert, sich aber infolge physikalischer Bedingung anders färbt als die kompakteren Nukleolen. Dieser Ansicht ist nach seinen eigenen, auf p. 335 citierten Worten wahrscheinlich auch BOUIN selbst, wenngleich sie, wie gesagt, wegen der Terminologie nicht ganz klar sind.

Von den jüngsten Untersuchungen des letzten Jahres ist zunächst eine von HALKIN (77, 1901) zu erwähnen (*Polystomum integrimum*), in der auch ein reifes Ei beschrieben ist. Auf Taf. X, Fig. 2 ist ein solches abgebildet. Es zeigt einen großen vakuolisierten Nucleolus und ein im übrigen von einem kaum sichtbaren Gerüste erfülltes Keimbläschen. An der Peripherie finden sich

einige Chromatinkörnchen. Da Verf. nach HEIDENHAIN gefärbt hat, so wäre indes an eine allzu starke Extraktion zu denken.

Die Beschreibung, die Miss KING (79, 1901) vom reifenden Ei von *Bufo lentiginosus* giebt, fördert unsere Frage in keiner Weise. Auch die letzte Arbeit von LÉCAILLON (89, 1901) über das Ovarium der Collembolen bietet hier nun wegen eines im nächsten Abschnitt zu erörternden Problems Interesse, so daß ihre Besprechung gerechtfertigt ist. Bei den Collembolen nämlich begiebt sich in den Keimbläschen der zukünftigen Eier alles Chromatin in Gestalt kleiner Anhäufungen an die Peripherie, um hier während der gesamten Reifungszeit ein äußerst träges Dasein zu führen. Die Erkenntnis des feineren Baues dieser Haufen ist wegen ihrer minimalen Dimensionen unmöglich. LÉCAILLON nennt sie Tetraden und beschreibt sie also (p. 532/3): „Les amas chromatiques . . . gardent leur situation à la périphérie du noyau, restent isolés les uns des autres et conservent leur nombre primitif . . . ils semblent constitués par de petits bâtonnets courbés et soudés ou par de petits granules très rapprochés les uns des autres, représentant manifestement des groupes quaternes ou des dérivés de ces groupes.“ Es ist vielleicht erlaubt, in diesen Haufen nach Analogie anderer Beobachtungen Nukleolarsubstanz zu erblicken, die das Chromatin des Kernes ganz oder zum Teil in sich aufgespeichert hat, wenngleich zu beachten wäre, daß LÉCAILLON über die feineren Vorgänge bis dahin und erst recht weiterhin nichts beobachtet hat. Schuld an diesem Mangel ist die Kleinheit des Keimbläschens. Denn namentlich später wächst der Eileib zu kolossalen Dimensionen heran, während sein Keimbläschen immer kleiner und kleiner wird (p. 532/3). Solange es sichtbar bleibt, gewährt es denselben Anblick wie oben geschildert. LÉCAILLON hebt meines Erachtens mit Recht hervor, daß die geringe Ausbildung des Chromatins und das mit der Ablagerung des Deutoplasmas verbundene ungeheure Wachstum des Eies darauf hinweisen, daß dem Chromatin ein direkter Einfluß auf die Dotterbildung nicht zugeschrieben werden könne.

### Das unreife Neunaugenei.

Am Schlusse dieser Uebersicht möchte ich eine kurze Bemerkung über das unreife Ei von *Petromyzon Planeri* machen; ich entnehme sie, um meine Uebersicht möglichst vollständig zu gestalten, meinen eigenen, bisher noch nicht veröffentlichten Untersuchungen<sup>1)</sup>. Ich sehe dabei hier von der Differenzierung in der Keimdrüse selbst ab. Aber nachdem überhaupt einmal erst Primordialeier gebildet sind, läßt sich sofort folgende Struktur des Keimbläschens erkennen. An der Kernmembran liegen

1) Hierzu Photogr. 22a und b.

feine Chromatinkörnchen, die mit zarten Fäden in Zusammenhang stehen. Diese Fäden führen in unregelmäßiger, netzartiger Anordnung centralwärts zu einem ungeheuren Nucleolus, mit dem sie in Zusammenhang stehen. Sie bilden auf seiner Oberfläche eine zarte differente Lage und gehen auch in eine Substanz über, die das Innere des Nucleolus in verschiedener Weise vakuolenartig erfüllt. An manchen Stellen ist der Nucleolus oberflächlich eröffnet, so daß die eingeschlossene Substanz dadurch frei wird. Das Verhalten Farben gegenüber ist folgendes. DELAFIELD'sches oder auch HANSEN'sches Hämatoxylin (nach ZENKER-Fixation), 2—5 Minuten progressiv angewendet, bringt die gesamten beschriebenen Teile zur Anschauung, das Netzwerk und die Einschlüsse des Nucleolus indes sehr blaß; ähnlich wirkt Safranin. Thionin, ohne jede Differenzierung angewendet, färbt nur den Nucleolus und feine Körnchen an der Peripherie. Das Fadenwerk und die Einschlüsse des Nucleolus bleiben ungefärbt. Bei Kombination der HEIDENHAIN'schen Methode mit Pikro-rubin gelingt es, die Fäden und Einschlüsse rosa, den Nucleolus schwarz zu färben. Bisweilen haftet auch die Pikrinsäure in den Vakuolen des Nucleolus. Soweit ich bis jetzt sehen kann, bleibt diese Struktur des Keimbläschens während der gesamten, mehrere Jahre währenden Reifung des Eies unverändert bestehen. Ueber etwa vorkommende feinere Umlagerungen vermag ich mich gegenwärtig noch nicht zu äußern. Bedenken wir, daß das Neunaugenei äußerlich in seinem Dotterreichtum völlig den Fisch- und Amphibieneiern gleicht, den Amphibieneiern ferner auch wegen seiner holoblastischen Furchung äußerlich nahesteht, so ist die außerordentliche Differenz sehr auffällig. Was bei beiden Eiarten verschieden ist, das ist, abgesehen natürlich von den in ihnen eingeschlossenen Vererbungstendenzen, lediglich die Dauer der Reifung, die ihrerseits wieder mit dem gesamten Geschlechtsleben und der Eiablage in Zusammenhang steht. Doch hierüber später (p. 283).

---

Zwei Momente treten uns aus der nunmehr gewonnenen Uebersicht als wesentlich für die Eireifung hervor. Das erste ist die Metamorphose des primitiven Kerngerüsts, das aus einem konzentrierten Zustand in einen Zustand feiner Verteilung und von diesem wieder zu einem dem Ausgangsstadium ähnlichen zurückkehrt. Keine einzige Beobachtung zwingt dazu, anzunehmen, daß zu irgend einer Zeit das primitive



Kerngerüst gänzlich verloren gehe. Sodann aber zeigt es sich, daß die Nukleolen keineswegs derartige Ballastkörper, gleichsam das fünfte Rad am Wagen sind, wie es z. B. nach Born's Untersuchungen zu sein schien; vielmehr sind es Körper, in die zu bestimmten Zeiten der Eireifung ein Teil des Chromatins übergeht, um nach bestimmten Umwandlungen wieder in fädiger Form dem Kerninhalt zugeführt zu werden.

Dies sind die Grundlagen, auf denen wir eine Theorie der Eireifung aufzubauen versuchen können.

## Fünftes Kapitel.

### Theorie der Eireifung.

Eine morphologische Theorie der Eireifung können wir diejenige nennen, die es versucht, nach den Gesetzen der Phylogenese die komplizierte Struktur des Keimbläschens ohne Rücksicht auf ihre funktionelle Bedeutung von einfacheren Formen abzuleiten. Die funktionellen Theorien gehen auf eine Erklärung des Zusammenhanges aus, der zwischen dem jeweiligen Zustande des Keimbläschens und dem individuellen Leben der reifenden Eizelle besteht. Nur Theorien der letztgedachten Art sind bisher für den Reifungsprozeß aufgestellt worden; mit ihnen möchte ich mich zunächst hier beschäftigen und meine eigene Auffassung ihnen gegenüberstellen. An zweiter Stelle sollen dann diejenigen Beobachtungen zusammengestellt werden, die sich für eine morphologische Theorie der Eireifung verwerten lassen.

#### 1. Funktionelle Theorien der Eireifung oder die Beziehungen zwischen dem Keimbläschen und der Eizelle.

Beobachtungen über die Auswanderung geformter Bestandteile vom Keimbläschen in den Eileib. — Kritik dieser Beobachtungen. — Chemische Beeinflussung des Eileibes durch den Kern. — Born's Hypothese von der Abhängigkeit der Dotterbildung vom Zustande des Keimbläschens. — Kritik dieser Hypothese. — Die Dotterbildung als ein durch äußere Umstände bedingter Vorgang. — Die Struktur des Keimbläschens als eine Anpassung an die Dotterbildung.

Nach der heute am meisten verbreiteten Annahme sollen die Reifungserscheinungen im Keimbläschen der Ausdruck solcher

Vorgänge sein, durch die das Keimbläschen die nutritiven Prozesse, vor allem also die Dotterbildung in dem Eileib beherrsche. Diese Beeinflussung des Eileibes durch das Keimbläschen denkt man sich teils grob körperlich, als Austritt geformter Bestandteile, die dann zu Elementen des Cytoplasmas würden, teils als chemische Prozesse. Diejenige Theorie, in der wir diese Auffassung am klarsten ausgedrückt finden, ist die von BORN aufgestellte, der das *primum movens* in das Keimbläschen verlegt, derart, daß er erklärt, die feine Verteilung der chromatischen Substanz und die peripherische Lagerung der Nukleolen trete ein zum Zwecke der besseren Ernährung der Eizelle und zum Zwecke der Bildung von Dottermaterial.

Ich selbst habe weder an den tausenden Tritoneneiern und Neunaugeneiern, die ich untersucht habe, je ein Phänomen beobachten können, das ich als Austritt geformter Bestandteile aus dem Kern in den Zelleib hätte deuten können. Indes käme das ebensowenig, wie CARNOY's hiermit übereinstimmendes Resultat gegenüber jenen Fällen in Betracht, in denen ein solcher Austritt beschrieben worden ist — wenn solche Beschreibungen wirklich der Kritik Stand hielten.

Unter den zahlreichen hierher gehörigen Mitteilungen nehmen diejenigen über den Dotterkern eine ganz besondere Stelle ein. Das Vorkommen basophiler Körper im Zelleib ist eine bei fast allen tiérischen Tieren nachgewiesene Erscheinung. Man leitet diese Körper vielfach von Kernbestandteilen ab; der sichere Nachweis allerdings für den Ursprung des Dotterkerns aus dem Keimbläschen ist nur selten geliefert worden, so von BALBIANI in zwei Untersuchungen 1883 (7) bei den *Geophilen* und 1893 (26) bei *Tegenaria domestica*. Seitdem ist es als sicher zu betrachten, daß ein ganzer Teil des Keimbläschens sich abschnürt und zum Dotterkern wird. In einem Falle fanden sich alle Kernbestandteile darin, im anderen fehlten die nukleolären dabei. Diese Differenzierung vollzog sich bereits an sehr jungen Eizellen. Andere Autoren haben lediglich Gebilde beobachtet, die in Aussehen oder Größe oder Färbbarkeit den Nukleolen auffällig glichen, so z. B. HENNEGUY (28), LOEWENTHAL (15), FULTON (60). Den eigentlichen Austritt selbst hat z. B. selbst HENNEGUY nicht gesehen, doch fallen hierfür eben die BALBIANI'schen Untersuchungen als beweisend schwer ins Gewicht.

Für den Austritt von geformten Kernbestandteilen ins Cytoplasma scheinen nun ferner eine große Reihe von Beobachtungen

zu sprechen. So hat LOEWENTHAL (15, p. 373) bei Säugetiereiern stark saffraninophile Körnchen im Kern und Zellleib gesehen, die miteinander in Verbindung zu stehen schienen. JORDAN (23, p. 292/3) beschreibt Ähnliches. MEWES (41) hat Kernbestandteile als solche in Spermatogonien von Salamandra ins Cytoplasma austreten sehen. VAN BAMBEKE (52) giebt neuerdings eine Darstellung, die an die von LOEWENTHAL und JORDAN erinnert. In seinem oben erwähnten Vortrage sagt FICK (65, p. 72), daß beim Tritonenei in frühen Stadien Nukleolen nach außen wandern. Von anderen Objekten — obwohl sich diese Dinge mit den Eizellen nicht direkt in Parallele setzen lassen — erwähne ich die Leberzellen des Igels, bei denen CARLIER (27) den Austritt von Nukleolen ins Cytoplasma gesehen hat oder die Drüsenzellen aus dem Fundus des Salamanders, wo LUKJANOW Ähnliches beobachten konnte (14).

Im Gegensatz dazu sei R. HERTWIG's Beschreibung der Reifung des Seeigeleies erwähnt, der mit aller Bestimmtheit den Austritt von Nukleolen leugnet (47, p. 27).

Nehmen wir zunächst — abgesehen von dem Dotterkern — an, all jene Beobachtungen seien wirklich einwandfrei, so lassen sie sich natürlich völlig zwanglos gerade umgekehrt auffassen. Thatsächlich deuten LOEWENTHAL und JORDAN diese Möglichkeit auch an (p. 373 u. 292/3). Wer könnte wohl den radienartig zum Kern angeordneten Mikrosomen, die sich mit Saffranin stark färben, ansehen, ob sie aus dem Kern oder in den Kern strömen!! Warum sollte nicht auch der Dotterkern, wie es JORDAN (p. 288,9) andeutet, gelegentlich auch wieder in den Kern aufgenommen werden? Im Jahre 1897 hat CONKLIN (55) die Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma in den Darmzellen von Landisopoden untersucht. Hier finden sich amöboide Fortsätze des Kernes und Zusammenfluß von Kern- und Zellsubstanz. Er konnte feststellen, daß solche Fortsätze des Kernes auch durch äußere mechanische Reize, durch Streichen der Schleimhaut hervorgerufen werden konnten. Er meint, daß diese Fortsätze — gerade im Gegensatz zu mancher anderen Ansicht — der Ausdruck für das Einströmen des Cytoplasmas in den Kern seien, um ihn zu ernähren. Halten wir aber thatsächlich an einem Austritt in den Zellleib fest, so bleibt stets der Einwand, daß es sich um degenerierende Kernbestandteile handle (MEWES nennt den Vorgang Elimination) oder überhaupt um abnorme Vorgänge. Denn wenn der Prozeß wirklich innig mit dem Leben der Eizelle

verbunden wäre, so müßte er nicht hier und da als erwähnenswerte Seltenheit, sondern regelrecht wenigstens bei irgend einem Objekt nachzuweisen sein.

Besonders erwähnen muß ich hier die neueste Publikation zu dieser Frage, nämlich die von KOHLBRÜGGE (80). Der Verfasser schildert die Dotterbildung von *Mabuia fasciculata*. Man könnte nach dieser Arbeit der Ansicht sein, daß es in dem Ei und in dem Kern von *Mabuia* auch nicht ein Mikrosom oder ein Karyosom gebe, das sich nicht in Dotterkörner umwandeln könne. Namentlich sind es die Nukleolen, die die Kernmembran auflösen, in Scharen aus dem Kern ausbrechen, rings um den Kern zwischen ihm und der Kernmembran, ferner zwischen Kernmembran und Eileib Flüssigkeiten abscheiden und schließlich draußen, gleichsam mit Haut und Haaren zu Dotterelementen werden. Ein Blick auf seine Figuren (z. B. Fig. 15, 33, 34, 42, 43, 58) genügt aber, um zu erkennen, daß hier die schwersten Schädigungen der Eier vorliegen. Alle jene oft beschriebenen und ebenso oft zurückgewiesenen Bildungen um den Kern herum (vgl. oben p. 222) finden sich hier in geradezu auffälliger Größe, wie es die Fixation mit Pikrinschwefelsäure vielleicht, und der 4—5-tägige (!) (p. 378) Aufenthalt in Paraffin wohl sicher mit sich bringt. So lange KOHLBRÜGGE nicht bei anderer Technik ähnliche Bilder erhält, macht selbst die Beobachtung LEYDIG's am lebenden Tritonenei, auf die er sich beruft, seine Darstellung nicht beweiskräftiger.

Diese Beobachtung ist überhaupt eine wesentliche Stütze für alle jene Beobachtungen. LEYDIG hat in einem Falle am lebenden Tritonenei ein Kernkörperchen nach außen in den Zelleib treten sehen. Indes muß berücksichtigt werden, was CARNOY, der an vielen Tausenden fixierter und lebender Tritoneneier nie Ähnliches gesehen hat, gegen jene klassische Beobachtung einwendet: „Nous sommes convaincus, que les auteurs, qui ont parlé de ces sortes d'expulsion, ont eu devant eux des œufs malades ou des objets mal conservés, endommagés par les réactifs, ou qu'ils se sont trompés sur la nature des corps prétendument d'origine nucléaire, qu'ils ont remarqués dans la cytoplasma.“ — Es ist in der That auffällig, daß man eine solche Erscheinung nicht häufiger am lebenden Ei sollte beobachten können, wenn sie wirklich regelmäßig vorkäme.

Die einzige hierher gehörige Beobachtung, die wirklich Stich hält, ist die Abschnürung des BALBIANI'schen Dotterkernes. Gerade aber das Beispiel des Dotterkernes weist auf eine andere Lösung der Frage hin. Denn dieses Gebilde besitzt neben seiner physio-



logischen auch noch eine morphologische Bedeutung, indem der Dotterkern höchst wahrscheinlich das degenerierte Centrosoma der Eizelle darstellt. Es mag immerhin die Dotterkernsubstanz „eine nicht strukturierte Anhäufung, ein Depot eines Zwischenproduktes des cellulären Stoffwechsels“ sein, — wie es HÄCKER klar ausdrückt, — seine ursprüngliche Bedeutung war dies wohl nicht. Vielmehr hat sich an ihm ein typischer Funktionswechsel vollzogen.

Alle übrigen Mitteilungen über einen Austritt geformter Bestandteile des Keimbläschens in den Eileib sind zum Teil unsicher; zum Teil sprechen sie nur dafür, daß eine Reihe von Körpern, die im Eileib liegen, nahe Verwandte von Kernbestandteilen sind, die aber nicht als Körper, sondern in gelöstem Zustande vorher durch die Kernmembran getreten sind. Dies deutet natürlich auf einen Stoffwechsel vom Kern zum Zelleib hin, wie ihn auch CARNOY und HÄCKER annehmen.

So ist CARNOY der Ansicht, daß diejenigen Nukleolen, die sich völlig auflösen, die Nukleinsäure liefern, die ins Cytoplasma diffundiert und unter Verlust ihrer Xanthinbasen zur Paranukleinsäure wird. Diese Vermutung bedarf nach den Experimenten MILROY's (62) noch der Bestätigung, indes deckt sie sich im wesentlichen mit HÄCKER's Ansicht, daß der Kern die Eizelle in eine Art Spannungszustand, eine Bereitschaft für die eintretende Dotterbildung versetze.

Alle diese Dinge gehören indes eigentlich nicht hierher; sie führen zu keiner Klarheit in der Frage, die uns hier beschäftigt. Hier handelt es sich um Strukturverhältnisse, und wir vermögen uns vorzustellen, daß die chemische Beeinflussung sehr wohl stattfinden könne, ohne jene komplizierte Kette von Veränderungen im Kerne hervorzurufen. Auch hier bei den Reifungserscheinungen im Keimbläschen werden wir, wie bei dem Dotterkern, den Gedanken eines Funktionswechsels nicht abweisen können. Die chemische Beeinflussung ist wohl vorhanden, doch kann sie schwerlich die Strukturen des Keimbläschens hervorgerufen haben, die ihrerseits, obwohl gegenwärtig Träger der chemischen Prozesse, ihre Entstehung anderen Ursachen verdanken.

Die genauere Erkenntnis dieser Fragen wird sich aus einer Betrachtung der oben kurz erwähnten BORN'schen Hypothese vielleicht gewinnen lassen.

BORN nimmt an<sup>1)</sup>, daß im Kerne zwei Arten von Lebensprozessen ablaufen: der eine beherrsche die Fortpflanzung und vollziehe sich wesentlich während der Karyokinese; der andere äußere sich in der Ernährung der Zelle. Beide Prozesse schließen sich nach BORN in ihren äußersten Graden aus, derart, daß ein Zellkern bei Karyokinese für das individuelle Leben der Zelle nichts leisten könne, und daß andererseits das Stadium der „Kernruhe“ für das individuelle Leben der Zelle das Stadium der eigentlichen Tätigkeit sei. Nun aber nimmt BORN eine Umkehrung der Sätze vor und folgert: In der Eizelle müßten sich notwendige vegetative Vorgänge: Wachstum, Assimilation und Bildung von Deutoplasma abspielen. Dies bedeute eine Steigerung der individuellen Tätigkeit der Zelle, folglich verteile sich das Chromatin noch feiner im Kerne, als es im gewöhnlichen Ruhestadium der Fall sei. Dieser Gedankengang findet einen noch klareren Ausdruck in einer neueren Publikation<sup>2)</sup>, wo gesagt wird: „Je feiner verteilt sich die chromatische Substanz im Kerne darstellt, desto tätiger ist der Elementarorganismus, und in je größeren Portionen sie den Kern erfüllt, desto geringer wird die Tätigkeit der Zelle sein können. Wird das Chromatin endlich völlig konzentriert in eine Form gebracht, die bei möglichst geringer Oberfläche möglichst viel Substanz beherbergt, so wird die nutritive und aufbauende Tätigkeit eines solchen Kernes auf Null herabsinken; es wird einer solchen Zelle völlig unmöglich sein<sup>3)</sup>, die in den Geweben zirkulierenden Nahrungsstoffe zu verarbeiten und weitere Differenzierungen einzugehen.“

Diese teleologische Vorstellung, daß es dem Chromatin nur im Zustande feinster Verteilung „möglich“ sei, gewissen Prozessen im Ei vorzustehen, wird ebensowenig befriedigen können, wie teleologische Erklärungen überhaupt; denn es ist, um in diesem Gedankengange zu bleiben, irrig, anzunehmen, daß ein Zellkern, wenn es nur auf ihn allein ankäme, irgend etwas nicht leisten „könne“. Es wäre dies gerade so, als wollten wir sagen, das Epithel könne unmöglich verhornen, wenn nicht höchst zweckmäßig die Blutgefäße atrophierten, oder der Kopf des Embryo

1) Es wäre zu langwierig, alle hierher gehörigen Stellen zu citieren. Es sei auf den allgemeinen Teil des Originals selbst verwiesen.

2) PETER, Die Nährzelle des Hodens. Archiv f. mikr. Anat., Bd. LIII, p. 202.

3) Im Original nicht gesperrt.

könne nur wachsen, wenn die Blutzufuhr höchst zweckmäßig sich steigere. Im Gegenteil sind aber die Verhornung des Epithels und das Wachstum des Kopfes die durch Vererbung gegebenen primären Vorgänge, denen sich dann sekundär das Verhalten der Blutgefäße angepaßt hat.

So sind auch die Gebilde des Zellkernes zweckmäßig angeordnet, weil sie sich den durch Vererbung überlieferten oder neu entstandenen Bedingungen angepaßt haben, und es ist nicht recht zu verstehen, wie dieses Verhältnis übersehen werden konnte. Denn wenig biologische Thatsachen können so sicher festgestellt werden, wie die eine, daß die Dotterbildung von der Außenwelt, von der Umgebung des Eies ausgeht, daß also die Dotterbildung das Primäre, das Neue ist. Die Bildung des Dotters führt die neuen Bedingungen herbei, denen der Kern seine morphologischen Verhältnisse anpaßt.

Die Einführung des Dottermaterials von außen her wird durch eine große Reihe von Thatsachen gestützt. Zunächst ist es bekannt, daß sie in der Peripherie des Eies beginnt und centralwärts fortschreitet. Das hat BORN selbst angegeben (p. 19), ferner IWAKAWA (6, p. 270—273), JORDAN (23, p. 292), CUNNINGHAM (58, p. 157), selbst KOHLBRÜGGE (80), dessen Arbeit indes da, wo sie einen centralen Ursprung von Dottermaterial aus Nukleolen annimmt, Anlaß zu Einwänden gegeben hat; vgl. oben p. 274.

Zweitens ist jene Inkongruenz auffällig, die zwischen dem Zustande des Kernes und der Dotterreife besteht. Auch dies hebt BORN selbst hervor (p. 21), indem er sagt, daß oft die Dotterbildung schon weit vorgeschritten sei, der Kern sich aber noch im Anfangsstadium befinden könne, und umgekehrt. Diese Beobachtung läßt sich z. B. auch aus der im 4. Kapitel herangezogenen Figur von GRÖNROOS machen. Ausdrücklich hat dieses Mißverhältnis HÄCKER bei den Copepoden betont. Er sagt (p. 207), daß man in dem Ovarium, in dem sonst die Zellen desselben Stadiums zusammengelagert sind, — Zellen mit und ohne Dotter finde. Er bemerkt (p. 229), daß bei *Canthocamptus* ein direkter Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen nicht nachzuweisen sei. Hier zeige sich vielmehr eine Beziehung zwischen der Dotterbildung und äußeren Reizen, indem sie auffälligerweise in demjenigen Teil des Ovariums einsetze, der dem Darmkanal eng angeschlossen sei. HÄCKER hatte bereits an anderer Stelle (1893, p. 465) den Satz ausgesprochen, daß die Dotterbildung unabhängig vom Zustande des Kernes, vielmehr an örtliche Verhältnisse gebunden sei.

Nun lassen sich aber auch ganz bestimmte Mechanismen für den Dotterbildungsprozeß nachweisen. Als wichtigster Faktor ist hierfür das Follikelepithel erkannt worden. In vielen Fällen

konnte nachgewiesen werden, daß die Follikelzellen entweder gewissermaßen Elemente ins Cytoplasma secernieren, z. B. BEDDARD für Lepidosiren, oder sogar völlig aufgenommen, „gefressen“ würden (z. B. KOHLBRÜGGE bei Reptilien, der zugleich viele hierher gehörige Litteraturnachweise bringt). Vielfach bilden sich, vom Follikel-epithel ausgehend, besondere Apparate, z. B. die Nährzelle des Ostracodeneies. Eine außerordentlich interessante Differenzierung hat jüngst Frl. LOYEZ (75) bei Reptilieneiern beschrieben (p. 49/50). Gewisse Reptilieneier besitzen in ihrem Follikel-epithel zwei Arten von Zellen, kleine und große. Letztere bilden sich in mehreren Generationen. Die größten sind gestielt; ihr Stiel durchbohrt die Dotterhaut und läßt sich bis ins Cytoplasma verfolgen. Auf der Höhe der Entwicklung erscheint er fast wie ein Kanal. Dort wo dieser Stiel oder Kanal in das Ei einmündet, sieht man im Dotter dann stärker gefärbte Schollen liegen, die Verf. auf entleerten Inhalt der Follikelzellen deutet. Mit wachsendem Ei werden die Follikelzellen aufgebraucht und durch neue ersetzt, die mitotisch in der Nähe des Eies entstehen und allmählich zur Peripherie des Eies vorrücken. (Diese Beobachtung über die Vermehrung der Follikelzellen stimmt mit denen KOHLBRÜGGE's überein.)

Eine besondere Differenzierung gehen die Follikelzellen bei Säugern ein. RETZIUS (16) hat im Jahre 1889 die Interzellularbrücken zwischen Follikelzellen und der Oberfläche des Eies nachgewiesen, die zur Grundlage der späteren Zona pellucida werden und deren radiäre Streifung bedingen. Er sagt dort (p. 14), daß er diese Brücken für Ernährungswege halte, und daß das Follikel-epithel für die Ausbildung des Ovarialeies große Bedeutung gewinne, nicht nur eine indifferente oder schützende Umhüllungsmasse sei. v. EBNER hat ganz vor kurzem all dies nach neuen Untersuchungen bestätigt (72).

Besondere Modifikationen scheinen z. B. bei Mollusken zu bestehen (JHERING, FLEMMING), wo das Ei mit der Ovarialwand noch durch einen Stiel verbunden bleibt, der später durch die Entwicklung der Eihaut abgeschnürt wird, indes seine Spur in der Mikropyle zurücklasse.

Schließlich erwähne ich die neuerdings von HOLMGREN (74) wie für andere somatische Zellen, so auch für die Eizelle nachgewiesenen Saftkanälchen, die von außen in das Ei hinein-führen und höchst wahrscheinlich als Ernährungswege aufgefaßt werden müssen.

Alles dies spricht mit Sicherheit dafür, daß der Reiz die Eizelle von außen trifft, daß das Nährmaterial ihr von außen zugeführt wird und daß die Assimilation im wesentlichen unter dem Einfluß des Eileibes, vornehmlich der Thätigkeit des Follikel-epithels steht. MILROY (62) hat in einer Untersuchung für das Teleostierei folgende, während der Reifung eintretenden



Veränderungen nachgewiesen: Zunahme des Volumens — Verringerung des spezifischen Gewichtes — größerer Reichtum an Wasser — größerer Reichtum an Chloriden, Albuminen und organisch gebundenen Phosphor — Umwandlung leicht diffundierender in schwerer diffundierende Stoffe. So wird die Umgebung des Kernes gründlich verändert. Neue Stoffe treten in ihr auf, andere werden ihr entzogen. MILROY erblickt in den eindringenden Salzen und in Sauerstoffmangel die Hauptveränderungen des Eiinnern. Auf diese Weise stellt es sich heraus, daß ganz im Gegenteil zu den oben erörterten Anschauungen eher der Kern, denn der Eileib als das Ernährungsbedürftige anzusehen sein wird, und man hätte anzunehmen, daß, wie das Gehirn durch besonders feine Regulationseinrichtungen gegen Ernährungsstörungen gesichert ist, so sich zum Schutze der in der chromatischen Kernsubstanz enthaltenen Erbmasse Regulationsvorgänge ausbilden; diese aber finden ihren morphologischen Ausdruck in den beiden Erscheinungen, die am Schlusse des 4. Kapitels als wesentlich für die Eireifung bezeichnet werden konnten.

Hauptsächlich sind es die BORN damals noch völlig unbekannten, jetzt aber mehrfach bestätigten Erscheinungen der Nukleolarsubstanz, die der hier vorgetragenen Ansicht durchaus günstig sind. CARNOY selbst mißt ihr eine solche ernährende Funktion bei. Für ihn sind die Nukleolen Speicher des Nukleins, das hier an der Peripherie sich zum Zwecke eigener Ernährung in besonders geeigneter Lage befindet. Direkt gegen BORN's Deutung dieser Lage, daß sie nämlich von hier aus leichter auf die Dotterabscheidung wirken könnten, sind CARNOY's Worte gerichtet (p. 176): „au lieu de donner ils prennent.“

Da wir nun gezwungen sind, entgegen CARNOY die Persistenz des ursprünglichen Gerüsts für annoch unwiderlegt zu halten und ferner den morphologischen Terminus des Chromatins an Stelle des chemischen beizubehalten (vergl. p. 256 u. f.), so ergäbe sich eine von CARNOY etwas abweichende Auffassung. Man müßte in der chromatischen Substanz funktionell zwei Bestandteile unterscheiden, von denen der eine der zu ernährende, der andere der ernährende ist und die man etwa als idiochromatische und trophochromatische Substanz bezeichnen könnte, die jedoch flüssig ineinander übergehen. Die Identifizierung von Nukleolarsubstanz und trophochromatischer Substanz würde sehr wohl zu der weit-

verbreiteten Auffassung stimmen, daß die Nukleolarsubstanz mit dem Stoffwechsel der Chromosomen in Zusammenhang stehe.

Diese Ansicht wird z. B. von R. HERTWIG (47, 59) in zwei Aufsätzen vertreten, mehrfach von HÄCKER, ferner von KORSCHOLT (40). MICHEL<sup>1)</sup> WOLTERECK (63, „sichtbare Niederschläge des Stoffwechselprozesses“), neuerdings HÄCKER (66, 82, „nicht organisierte nukleäre, bei der Thätigkeit der chromatischen Substanz sich abscheidende Stoffwechselprodukte“). Bis auf HÄCKER haben alle genannten Autoren die Auffassung, daß die Nukleolarsubstanz nicht nur Exkret der Chromosomen sei, sondern auch zu ihrem Aufbau diene. Nachdem jetzt auch morphologisch die Entstehung chromatischer Fäden aus Nukleolarsubstanz festgestellt worden ist, läßt sich wohl auch der von HÄCKER dagegen erhobene Einwand nicht mehr aufrecht erhalten.

Welche Bedeutung besitzen in diesem Zusammenhange nun die merkwürdigen Figuren der trophochromatischen Substanz?

Einige Beobachtungen (LEYDIG vergl. p. 274) HERRICK 1); BRANDT 39) berichten uns von aktiven oder gar amöboiden Bewegungen der Nukleolen in lebenden Ovarialeiern. Mir drängte sich während meiner Untersuchungen die Frage auf, ob nicht die „Figuren“ einfach fixierte Phasen solcher amöboiden Bewegungen seien. Es wäre aber doch wohl bedenklich, die Bewegungen von Zellorganen, die doch keine biologischen Einheiten sind, mit den Bewegungen der Elementarorganismen selbst zu identifizieren. Wir werden richtiger verfahren, wenn wir gerade umgekehrt die im lebenden Ei zu beobachtenden, scheinbar amöboiden Bewegungen als den ohne Fixation gerade noch sichtbaren Teil von Figurenbildung der trophochromatischen Substanz ansehen. Diese Figurenbildung vermag man sich aber kaum besser zu erklären, als wenn man sie als eine Folge der in diesen Körpern sich abspielenden chemischen Vorgänge auffaßt. Falls jeder Nucleolus, wie es besonders CARNOY und FICK hervorgehoben haben, ein kleines chemisches Laboratorium vorstellt, so wird der Prozeß in ihnen sicherlich mit Wärmeentwicklung, Bildung von Gasblasen, Ansammlung und Abscheidung von zähflüssigen Stoffen in Form von Vakuolen verbunden sein. Das Platzen solcher Blasen, die Eröffnung solcher Vakuolen, Wirbel beim Ein- und Ausströmen könnten sehr wohl die festere Hülle zu amöbenartigen Figuren zerreißen.

Unter Berücksichtigung der Erörterungen, die uns zu Beginn dieses Kapitels gelehrt haben, daß Stoffe des Kernes in ge-

1) Des nucléoles composés. Comptes rendus de l'Acad. de Paris, T. CXXIII, 1896.

löster Form nach außen gelangen und dort weiter zur Verwendung kommen, können die Ergebnisse dieses Kapitels in folgenden Satz zusammengefaßt werden: Die Reifungserscheinungen des Keimbläschens sind eine Anpassungserscheinung des Kernes an seine veränderten Lebensbedingungen, zum Zwecke der Erhaltung seiner Erbmasse. Die Einrichtungen, die sich infolge dieser Anpassung ausbilden, werden sekundär Träger von Funktionen, die ursprünglich für ihre Entstehungen nicht Bedingung gewesen sind.

## 2. Morphologische Theorie der Eireifung.

Wenngleich uns die bisherigen Ergebnisse des Kapitels für das vorliegende Objekt genügen könnten, so muß nun doch festgestellt werden, daß die Anpassung an die Veränderungen des Cytoplasmas unmöglich allein die Strukturen des Keimbläschens in reifenden Eiern erklären kann. Denn die Uebersicht, die im vierten Kapitel gegeben worden ist, hat erkennen lassen, daß zwar gewisse prinzipielle Erscheinungen sich überall finden, daß aber im einzelnen große Mannigfaltigkeit der Formen herrscht. Sicherlich ist die chemische Zusammensetzung des Eies selbst nahe verwandter Tiere schon recht verschieden, und diese chemischen Verschiedenheiten werden auch morphologische Unterschiede herbeiführen können. Aber sind diese Verschiedenheiten hinreichend, um so beträchtliche Abweichungen zu erklären, wie sie sich z. B. zwischen dem Tritonenei und dem Petromyzontenei finden?

Ich hebe dieses Beispiel hervor, weil es ganz auffällig ist und weil es mich veranlaßt hat, diese letzten Bemerkungen meiner Arbeit hinzuzufügen. Beide Eier sind holoblastisch. — In der Größe bleibt das Ei von Petromyzon Planeri zwar hinter dem Tritonenei zurück; das Ei vom *P. fluviatilis* ist indes nicht viel kleiner. Aeußerlich derartig ähnliche Eier zeigen nun aber während der Reifung im Keimbläschen Strukturen, die kaum noch miteinander vereinbar sind.

Es ist klar, daß in der reifenden Eizelle alle in die Bedingungen für die Strukturen des Keimbläschens nicht liegen können, sondern daß zu diesen noch andere, in den Individuen, in der Art selbst liegende Einflüsse hinzukommen werden. Diese werden ein ererbtes Grundmotiv anklingen lassen, zu denen jene bisher betrachteten

Einflüsse die Variationen liefern. Darum aber ist es auch völlig unmöglich, durch die Untersuchung irgend eines beliebig herausgegriffenen Eireifungsprozesses zur Klarheit über das Wesen dieses Vorganges zu gelangen.

Es sind bisher nur ganz wenige Materialien vorhanden, die sich zu einer morphologischen Theorie der Eireifung verwerten lassen. Es sind dies folgende.

BORN sagt auf p. 68 seiner Arbeit:

„Die in Frage stehenden dotterreichen großen Wirbeltiereier sind sicher aus einer kleinen, dotterarmen Form (*Amphioxus*) hervorgegangen. Bei dieser tritt nach einem relativ geringen Wachstum der Eizelle, das keine besonderen Chromatinstrukturen, die über den gewöhnlichen netzförmigen „Ruhezustand“ hinausgehen, zeigt, sogleich die erste Phase der Mitose, die Knäuelbildung, ein, und dann läuft die Mitose weiter. Unsere großen, dotterreichen Eier bilden als ererbten Vorgang (palingenetisch, ebenfalls bald die erste Phase der Mitose, den Chromatinfadenknäuel; dann aber setzt das enorme Wachstum und die Komplikation im Aufbau der Eizelle ein, und die schon ausgebildeten Fäden des Knäuels erleiden (cänogenetisch) eine diesen neuen Anforderungen entsprechende Umgestaltung“.

Wenn es erlaubt ist, hierzu etwas zu bemerken, so ist es ein Wort über die Anwendung des Begriffes cänogenetisch. Cänogenetische Vorgänge können nur auf dem Boden der Palingenese entstehen (GEGENBAUR, Vergl. Anat., Bd. I), während der Gegensatz zur Palingenese die Epigenese ist. Da also *Amphioxus* jenes Stadium nicht besitzt, so ist es — nach BORN — hinzugekommen, also nicht cänogenetisch, sondern epigenetisch.

Diese Annahme von BORN erfuhr eine interessante Bestätigung durch MEWES (41), der (p. 54) in jungen Eiern des Salamanders eigentümliche mitotische Prozesse, gleich dem Anlauf zu einer Teilung fand. Diese Eier degenerierten dann später. Er ist mit BORN der Ansicht, daß die Reifungserscheinungen von einem Ruhestadium ausgehen, daß die ganze Reifung dazwischengeschoben und der von ihm beobachtete Vorgang ein Rückschlag sei, der unter abnormen Lebensbedingungen eintrete.

Eine gleichfalls sehr wichtige Notiz fand ich bei SELENKA (5, p. 492/3), der bei *Thysanozoon Diesingii* während der Eireifung eine unvollkommene Teilung beobachtete. Der Kern bildete Tochterknäuel, die dann aber wieder zu einem Knäuel verschmolzen und einen ruhenden Kern bildeten. Dann erst folgte die Bildung der Richtungkörperchen.



Es kann zumal nach dieser Beobachtung zweifelhaft sein, ob die Reifungserscheinungen von einem Ruhestadium, einem Spirem ausgehen, oder, wie RÜCKERT will, von einem Tochterknäuel, der bereits längsgespaltene Chromosomen besitzt.

Das Neunaugenei, selbst „groß und dotterhaltig“, entspricht nun aber nicht ganz der BORN'schen Annahme, bietet vielmehr einen interessanten Anschluß an Amphioxus. Allerdings ist hier der Reifungsprozeß selbst ganz unbekannt. Nur von dem reifen Amphioxusei wissen wir durch SOBOTTA (57, p. 24), daß es einen großen, hellen Kern mit einem geradezu riesigen Nukleolus besitze.

Dieses sind die bisher vorliegenden thatsächlichen Beobachtungen. Von causalen Momenten ist, soweit ich gesehen habe, nur Eines festgestellt worden.

HÄCKER (25, p. 462) stellte bei Copepoden fest, daß das Keimbläschen erstgebärender Weibchen von Cyclops keine Andeutung der Reifungsstadien zeigt. Bei mehrgebärenden hingegen war ein Stadium feiner Verteilung eingeschoben. RÜCKERT (34, p. 295—299) ergänzte das später dahin, daß allerdings auch an erstgebärenden Weibchen die Nukleolen gewisse, von HÄCKER übersehene Erscheinungen zeigten. Immerhin sind zwischen beiden Formen Unterschiede nachweisbar, so daß HÄCKER annehmen durfte, auch äußere biologische Momente in der Art der Eiablage könnten modifizierend auf die Struktur des reifenden Keimbläschens wirken.

Es giebt nun keinen größeren Gegensatz im sexuellen Leben, als wie er bei Teleostiern und Amphibien gegen die Neunaugen besteht. Dort haben wir periodische Eiablage, oft mehrfach im Jahre — bei Petromyzon ist das ganze drei- bis fünfjährige Dasein nur eine große Vorbereitung auf das erste und letzte Laichgeschäft des Lebens<sup>1)</sup>. Die Laichverhältnisse des Amphioxus sind, soweit ich sehen konnte, nirgends beschrieben.

Vielleicht stehen mit der Eiablage auch die Umhüllungen des Eies im Zusammenhang, die auf die Beziehungen des Eies zur Umgebung von großem Einfluß sind. Das Neunaugenei besitzt schon im Ovarium eine so derbe Hülle, daß es nur durch die wenigsten Reagentien gut konserviert wird. Auch das Follikel-

---

1) Vergl. hierzu meinen Aufsatz: Einige Mitteilungen über Vorkommen, Fang und Zucht der Neunaugen, Zeitschr. für Fischerei, Jahrgang IX, 1901, Heft 3.

epithel darf hierbei nicht unbeachtet bleiben, das in seinen Beziehungen zum Ei jeweils recht verschieden sich verhält.

Es ergibt sich, daß künftighin eine Untersuchung über Eireifung, die auf diese Fragen Rücksicht nehmen will, bedeutend umfangreichere Aufgaben zu lösen hat, als die Beschreibung eben der Reifungserscheinungen selbst. Ohne eine Erörterung der Dotterbildung, Eiumhüllungen, des Follikelepithels und vor allem ohne eine genaue Kenntnis der biologischen Momente, d. h. des Laichgeschäfts, der Fortpflanzung — ist eine solche Untersuchung natürlich zur Entscheidung der vorliegenden Fragen nicht zu verwerten. Es liegt ferner darin eine große Gefahr, anstatt planmäßig ausgewählter phylogenetisch wichtiger Stammformen leicht erreichbare Laboratoriumstiere, Molche, Frösche, Meerschweinchen, zum Gegenstande der Untersuchung zu machen, weil hier sicherlich das Typische bereits sehr verwischt ist und es leichter erscheint, diese komplizierten Zustände von einfacheren her zu erklären, als umgekehrt.

Nur kurz möchte ich hier zum Schluß eine Frage streifen, die sicherlich bei den Erwägungen über das Wesen der Eireifung mit in Betracht kommt, und die uns in gewissem Sinne zu dem Ausgange unserer Betrachtungen, der Arbeit CARNOT's, zurückführt.

In einem kürzlich erschienenen Vortrage sagt HOFMEISTER (78, p. 23):

„Wenn sich aus den sehr ähnlich beschaffenen Eizellen ganz verschiedene Tierspecies entwickeln, so liegt gewiß eine stoffliche Verschiedenheit vor. Allein es ist nicht nötig, darum zu der Annahme zu greifen, daß jede Tier- und Pflanzenspecies etwa ihre eigenen Eiweißkörper u. s. w. besäße. Es genügt vielleicht eine ungleiche Qualität oder quantitative Beschaffenheit, wie sie schon aus dem ungleichen osmotischen Druck der Flüssigkeiten der einzelnen Species erschlossen ist. Denn man erkennt oder unterschätzt den Einfluß, den die Zusammensetzung einer Lösung auf die Formen darin sich gestaltender Gebilde ausübt. . . . Man darf dabei neben den Fermenten auch die sonst gegebene, für jede Species, vielleicht für jedes Individuum anders beschaffene Zusammensetzung des Protoplasmas als einen für seine Lebensbedingungen Richtungsgebenden Faktor erkennen.“ . . . Eine causal verknüpfte, stets in typischer Weise aufeinander folgende Kette chemischer Vorgänge werde daher stets dieselbe Reihe von Formen bedingen. . . . „Die Epigenese der Form ist nur ein Ausdruck für die Epigenese chemischer Kräfte.“

O. HERTWIG (Die Zelle und die Gewebe) hat diese von HOFMEISTER erwähnte Ungleichwertigkeit der tierischen Eizellen trotz

ihrer scheinbaren Gleichheit bereits 1898 in seiner „Erweiterung des Biogenetischen Grundgesetzes“ ausgesprochen. Denn das Tritonenei entspricht zwar morphologisch dem Einzelligen-Stadium, unterscheidet sich aber so von ihm, wie der Triton selbst vom Protozoon. Es giebt aber nur eine Periode, in der Veränderungen des Personaltheiles auf den Germinalteil übertragen werden können, das ist die Zeit von der Differenzierung der Geschlechtszellen an bis zur Kopulation, also die Zeit der Eireifung und Spermatozoenreifung. Gemäß dem HOFMEISTER'schen Satze können wir uns diese Uebertragungen nur in chemischer Form vorstellen, die wiederum ihren morphologischen Niederschlag irgendwie im Kerne findet, gleichsam die Veränderungen des Soma in die Sprache des Keimbläschens überträgt, die sich dann während der Ontogenese wieder in die ursprüngliche Sprache des Soma zurück übersetzt.

Es ist schon aus diesem Grunde schwer vorstellbar, daß die Chromosomen wie Ballast von einer Generation zur andern weiter befördert würden. Gerade darum sind die Untersuchungen von CARNOY u. LEBRUN so wichtig, weil sie solche morphologischen Veränderungen an der chromatischen Substanz zum ersten Male nachgewiesen haben. Als eine solche ist es aufzufassen, daß chromosomenartige Gebilde aus Nukleolen entstehen, idiochromatische aus trophochromatischer Substanz, die in der Zwischenzeit unkontrollierbare Veränderungen durchgemacht hat, und daß andererseits idiochromatische Substanz sich in trophochromatische umwandelt, die ihrerseits dann ohne morphologische Reste im Karyoplasma verschwindet.

Bereits vor Kenntnis der CARNOY'schen Untersuchungen hat CUNNINGHAM (58, p. 143) folgende Sätze ausgesprochen, die sicherlich das Richtige herein treffen: „Wenn die Chromosomen große physiologische Bedeutung haben, deshalb weil sie das Leben der Zelle beeinflussen, so müssen sie auch an den großen Umwandlungen der Zelle teilnehmen. Wären sie nur feste Elemente, die von Zellgeneration zu Zellgeneration geteilt und übertragen werden, so könnte man schwer verstehen, wie sie die Eigentümlichkeiten und Qualitäten der Zellen hervorbringen könnten. . . . Die Zahl und Form der Chromosomen bedeutet nichts, wenn wir nicht wissen, wie sie auf die Zelle und ihre Eigentümlichkeiten wirken.“

Breslau, den 18. März 1902.

### Litteratur.

1. 1874 BRANDT, A., Ueber aktive Formveränderungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. X, p. 505—510.
2. 1874 FLEMMING, Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Ibid.
3. 1875 — Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. der Wiener Akademie.
4. 1877 v. JHERING, Zur Kenntnis der Eibildung bei den Muscheln. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX.
5. 1881/2 SELENKA, Ueber eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biolog. Centralbl., Bd. I.
6. 1882 IWAKAWA, The genesis of the egg in Triton. Quarterly Journal of microscop. Science.
7. 1883 BALBIANI, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. Zool. Anzeiger, Jahrg. I.
8. 1884 FLEMMING, Mitteilungen zur Färbetechnik. Ztschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. I, p. 349 ff.
9. 1885 RABL, Ueber Zellteilung. Morph. Jahrbuch, Bd. X.
10. 1886 BEDDARD, FRANK E., Observations on the ovarian ovum of Lepidosiren. Proceedings of the Zoological Society of London.
11. 1886 PLATNER, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXVI, p. 599.
12. 1886 STUHLMANN, Die Reifung des Arthropodeneies. Nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg, Bd. I, Heft 5—12.
13. 1887 SCHULTZE, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV.
14. 1888 LUKJANOW, Ueber eine eigentümliche Form des Kernkörpers. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXXII.
15. 1888 LOEWENTHAL, Zur Kenntnis des Keimflecks im Ureie einiger Säuger. Anatom. Anz., Bd. III.



16. 1889 <sup>1)</sup> RETZIUS, Zur Kenntnis vom Bau des Eierstockeies und des GRAAFF'schen Follikels. Hygiea, Festband, Stockholm.
17. 1890 HOLL, Ueber die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitzungsber. der Wiener Akademie, Math.-naturw. Klasse, Bd. IC, Abt. III.
- 17a. 1891 AUERBACH, Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen etc. Sitzungsberichte der Preussischen Akademie, Sitzung 15. Juni.
18. 1892 HACKER, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. V.
19. 1892 RÜCKERT, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachier. Anat. Anz., Bd. VII.
20. 1892 LONNBERG, Kernstudien. Biologiska Föreningens Förhandlingar, Bd. IV, No. 11.
21. 1893 FLEMMING, Zelle, Morphologie u. ihre Teilungserscheinungen. Ergebnisse, Bd. III.
22. 1893 RÜCKERT, Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anatom. Anz., Bd. VIII.
23. 1893 JORDAN, The habits and developments of the newt. Journ. of Morph., Boston.
24. 1893 FICK, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. LVI.
25. 1893 HACKER, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLI.
26. 1893 BALBIANI, Centrosome et „Dotterkern“. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, T. XXIX.
27. 1893 CARLIER, Contributions to the histology of the hedgehog. Journal of Anatomy and Physiology, Vol. V, July 8.
28. 1893 HENNEGUY, Recherches sur le corps vitellin de BALBIANI dans l'œuf des vertébrés. Journal de l'Anatomie et de la Phys.
29. 1893 HOLL, Ueber die Reifung der Eizelle bei Säugetieren. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Math.-naturw. Klasse, Bd. CII, Abt. III.
30. 1893 KAISERLING und GERMER, Ueber den Einfluß der gebräuchlichen Fixationsmethoden auf die Größenverhältnisse der Zellen. VIRCHOW's Archiv, Bd. CXXXIII.
31. 1894 BORN, Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
32. 1894 BRAUER, Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat.
33. 1894 FISCHER, Zur Kritik der Fixierungsmethoden und der Granula. Anat. Anz., Bd. IX.

---

1) Diese Arbeit hat mir in einem Separatabdruck ohne Bezeichnung des Titels der Zeitschrift vorgelegen. Nach anderem Citate bei v. EBNER nehme ich an, daß sie jenem Festbande entstammt.

34. 1894 RÜCKERT, Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, Abt. I, Heft 12.
35. 1894 STAUFFACHER, Die Eibildung und Furchung von *Cyclops cornua*. Jen. Ztschr., N. F. Bd. XXI, p. 196 ff.
36. 1895 FISCHER, Neue Beiträge zur Kritik der Fixierungsmethoden. Anat. Anz., Bd. X.
37. 1895 FLEMMING, Ueber die Wirkung der Chromosmiumessigsäure auf Zellkerne. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
38. 1895 HÄCKER, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
39. 1895 HERRICK, Movements of the nucleolus through the action of gravity. Anat. Anz.
40. 1895 KORSCHULT, Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. LX.
41. 1895 MEWES, Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra*. Arch. f. mikr. Anatomie.
42. 1895 — Ueber eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Ovocyten von *Salamandra muculosa*. Anat. Anz.
43. 1895 RÜCKERT, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopeies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
44. 1895 SOBOTTA, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
45. 1896 HÄCKER, Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVI.
46. 1896 HEINE, Die Mikrochemie der Mitose zugleich eine Kritik mikrochemischer Methoden. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXI.
47. 1896 HERTWIG, R., Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift für GEGENBAUR, Leipzig.
48. 1896 GEMMIL, Zur Eibildung bei den Anuren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abteilung.
49. 1896 GRÖNROOS, Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders. I. Fortpflanzung, Ovarialei, Furchung, Blastula. — Anat. Hefte, Bd. VI.
50. 1896 KOSSEL, Ueber Nukleine. XIV. Kongreß für innere Medizin.
51. 1896 ZIMMERMANN, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Eine kritisch-litterarische Studie. Jena, G. Fischer.
52. 1897 VAN BAMBEKE, Recherches sur l'oocyte de *Pholcus phalangoides*. Archives de Biologie, T. XV.
53. 1897 BURCHARD, Bichromate und Zellkern. La Cellule, T. XII.
54. 1897 CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule, T. XII, Fasc. 2.

55. 1897 CONKLIN, The relation of nuclei and cytoplasm in the intestinal cells of land isopods. Contributions from the zoological Laboratory of University of Pensilvania, No. VI.
56. 1897 LEBEDINSKY, Beobachtung über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. II.
57. 1897 SOBOTTA, Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. L.
58. 1898 CUNNINGHAM, On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain Marine Fishes. Quarterly Journal microscop. Science., Vol. XL.
59. 1898 HERTWIG, R., Ueber die Bedeutung der Nukleolen. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morph. u. Physiologie, München, Bd. XIV.
60. 1898 FULTON, The ovaries and ovarian eggs of the anggler or frog-fish and of the John Dory. Sixteenth annual report of the Fishery Board for Scotland
61. 1898 LENSSEN, Contribution à l'étude du developpment et de la maturation des aufs chez l'*Hydatina senta*. Zool. Anz.
62. 1898 MILROY, The physical and chemical changes taking place in the ova of certain marine Teleosteans during maturation. Sixteenth annual Report of the Fishery Board. for Scotland.
63. 1898 WOLTERECK, Zur Bildung und Befruchtung des Ostrakodeneies. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIV.
64. 1898 ZACHARIAS, Ueber Nachweis und Vorkommen von Nuklein. Bericht der Deutschen bot. Gesellsch., Bd. XVI.
65. 1899 FICK, Mitteilungen über die Eireifung der Amphibien. Verhdl. d. Anat. Gesellschaft Tübingen.
66. 1899 HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, Jena.
67. 1899 MAAS, Ueber Reifung und Befruchtung der Spongien. Anat. Anz., Bd. XVI.
68. 1899 OBST, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken u. Arochnoiden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI.
69. 1899 STRASSER, Regeneration und Entwicklung. Rektoratsrede, Bern.
70. 1900 BOUIN, Histogénèse de la glande femelle chez *Rana temporaria*. Archives de Biologie, T. XVII.
71. 1900 DEAN, The egg of the hag-fish. Memor. of New York Acad. of Sciences, Vol. II.
72. 1900 v. EBNER, Ueber das Verhalten der Zona pellucida zum Ei. Anat. Anzeiger, Bd. XVIII.
73. 1900 GURWITSCH, Idiozom und Centrankörper im Ovarialei der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. LVI.
74. 1900 HOLMGREN, Von den Ovocyoten der Katze. Anat. Anz Bd. XVIII.

75. 1900 LOYEZ, Mlle. Sur la constitution du follicule ovarien des des Reptiles. Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris, T. CXXX.
76. 1900 v. WINIWARTER, Recherches sur l'ovogénèse et l'organo-génèse de l'ovaire de Mammifères (lapin et homme). Archives de Biologie, T. XVII.
77. 1901 HALKIN, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biologie, T. XVIII.
78. 1901 HOFMEISTER, Die chemische Organisation der Zelle. Ein Vortrag, Braunschweig, Vieweg u. Sohn.
79. 1901 KING, The maturation and fertilisation of the egg of Bufo leutiginosus. Journal of Morphology, Vol. XVI.
80. 1901 KOHLBRUGGE, Die Entwicklung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. LVIII.
81. 1901 LÉCAILLON, Recherches sur l'ovair des Collembolés. Archives d'Anatomie microscopique, T. IV.
82. 1902 HÄCKER, Ueber die Autonomie der väterl. u. mütterl. Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anatom. Anz., Bd. XX, No. 18.

---

### Berichtigung.

- S. 225 Zeile 14 von oben 17 statt 18.  
 S. 237 „ 7 „ unten 5 „ 10.  
 S. 241 in der Klammer unterhalb c) 20 statt 21.  
 S. 242 Zeile 5 von oben 17 und 18 statt 17—19.  
 S. 242 „ 9 „ „ 17 statt 18.  
 S. 243 „ 6 „ „ 19 „ 20.  
 S. 243 „ 17 „ „ 20 „ 21.  
 S. 269 „ 1 „ unten (Anmerkung) 21 statt 22.
-



## Erklärung der beigegebenen Figuren und Photogramme.

Die angewendeten apochromatischen Objektive und Kompensationsokulare des Zeiß'schen Mikroskopes (Tubuslänge 160 mm) sind in nachstehender Erklärung angegeben, die lineare Vergrößerung bei der betreffenden Abbildung selbst.

### Tafel XII, Figur 1a—17a.

Diese Figuren dienen zur Erläuterung der wichtigsten Angaben von Kapitel I.

Fig. 1a. Keimbläschen eines Eies des ersten Stadiums. Heiße Chromsäure, BÖHMER's Hämatoxylin; Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 2a. Keimbläschen eines Eies des ersten Stadiums. Heiße Chromsäure, HEIDENHAIN's Eisenoxycammonium-Hämatoxylin; Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 3a. Keimbläschen eines Eies des ersten Stadiums. FLEMING'sche Flüssigkeit, BÖHMER; Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 4a. Keimbläschen eines Eies des zweiten Stadiums, Wolkenbildung. Heiße Chromsäure, BÖHMER; Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 5a. Keimbläschen eines Eies des dritten Stadiums, feinste Verteilung des Chromatins. Heiße Chromsäure, BÖHMER; Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 6a. Keimbläschen eines Eies desselben Stadiums nach Fixation in GILSON'scher Flüssigkeit, ohne Jod, HEIDENHAIN; hom. Imm. 2 mm, Ok. 4. — Deutlich sichtbare Fädchen und Körnchen, die bei verschiedener Einstellung nach Möglichkeit genau wiedergegeben worden sind.

Fig. 7a. Keimbläschen eines Eies des vierten Stadiums Beginn der Konzentration, Bildung der perimitotischen Zone, Auftreten der Moosfiguren. Heiße Chromsäure, BÖHMER; Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 8a. Keimbläschen eines Eies desselben Stadiums nach Fixation mit GILSON'scher Flüssigkeit, Jodierung, HANSEN'sches Hämatoxylin ohne Differenzierung, 5 Minuten; Obj. 4, Ok. 2. Keine Moosfiguren.

Fig. 9a. Eine Stelle aus der Mitte desselben Eies, mit hom. Imm. 2 mm, Ok. 12 genau wiedergegeben.

Fig. 10a. Eine Stelle aus dem Keimbläschen eines Eies desselben Stadiums aus demselben Ovarium wie Fig. 8a und 9a. Behandelt wie 9a, gefärbt nach HEIDENHAIN, hom. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 4. Zusammensetzung der Moose aus Körnchen.

Fig. 11a. Dieselbe Stelle wie 10a, stärker vergrößert, hom. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 12. Formen einzelner Chromosomen.

Fig. 12a. Keimbläschen eines Eies desselben Stadiums wie Fig. 7a—11a. Konzentration mit Moosfiguren, die denen nach Chromfixation gleichen; Obj. 4, Ok. 4. GILSON'sche Flüssigkeit, ohne Jod, HEIDENHAIN.

Fig. 13a. Eine Moosfigur dieses Keimbläschens, mit hom. Imm., Ok. 12.

Fig. 14a. Aus einem Keimbläschen eines Eies desselben Stadiums, gleiche Behandlung, anderes Ovarium, in dem die Moose abweichend gestaltet sind. Imm., Ok. 12.

Fig. 15a. Keimbläschen eines Eies des Stadiums 5. Heiße Chrmsäure, HEIDENHAIN.

Fig. 16a. Dasselbe Stadium. Heiße Chrmsäure, BÖHMER.

Fig. 17a. Dasselbe Stadium. GILSON'sche Flüssigkeit, Jodierung, HANSEN's Häm. ohne Differenzierung, 5 Minuten. Keine Moosfiguren.

### Tafel XIII und Tafel XIV, Figur 1—70.

Beispiele zu Kapitel 2 und Kapitel 3. Sämtliche Figuren sind mit hom. Imm. 2 mm gezeichnet, Tubuslänge 160 mm. Die angewendeten Komp.-Okulare sind jedesmal dabei vermerkt. Die lineare Vergrößerung findet sich neben den Figuren selbst. Näheres im Text. Schnittdicke 10  $\mu$ , falls nicht eine andere angegeben ist.

Fig. 1. Ok. 6, Chrom BÖHMER; Stadium 3, mittelgroßes Ei.

Fig. 2. Ok. 12, GILSON, jodiert, HEIDENHAIN; Stadium 3, mittelgroßes Ei.

Fig. 3. Ok. 6, desgl., Stadium 3, mittelgroßes Ei.

Fig. 4. Ok. 4, Chrom, BÖHMER.

Fig. 5. Ok. 6, GILSON, jodiert, HANSEN'sches Hämatoxylin.

Fig. 6. Ok. 6, GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN.

Fig. 7. Ok. 12, GILSON, ohne Jod, HANSEN.

Fig. 8. Ok. 6, Heiße Chrmsäure, HEIDENHAIN.

Fig. 9. Ok. 4, GILSON, ohne Jod, Boraxkarmin, Methylgrün.

Fig. 10. Ok. 6, GILSON, jodiert, HANSEN.

Fig. 11. Ok. 6, GILSON, jodiert, HANSEN.

Fig. 12. Ok. 6, desgl.

Fig. 13. Ok. 4, desgl.

Fig. 14. Ok. 6, desgl.

Fig. 15. Ok. 6, GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN.

Fig. 16. Ok. 6, GILSON, jodiert, HANSEN. a und b zwei Teile desselben Körpers aus zwei aufeinander folgenden Schnitten.

Fig. 17. Ok. 6, desgl.

Fig. 18. Ok. 6, GILSON, ohne Jod, Boraxkarmin, Methylgrün.

Fig. 19. Ok. 6, FLEMMING schwach, Saffranin, Solidgrün.

Fig. 20. Ok. 12, ZENKER, BIONDI.

Fig. 21. Ok. 12, 5  $\mu$ , GILSON, ohne Jod, Bordeaux, HEIDENHAIN.

- Fig. 22. Ok. 6, GILSON, ohne Jod, DELAFIELD.  
 Fig. 23. Ok. 6, ebenso, HEIDENHAIN.  
 Fig. 24. Ok. 4, heiße Chromsäure, BÖHMER.  
 Fig. 25. Ok. 6, desgl.  
 Fig. 26. Ok. 6, FLEMMING, Saffranin, Solidgrün.  
 Fig. 27. Ok. 4, FLEMMING, HEIDENHAIN.  
 Fig. 28. Ok. 4, GILSON, jodiert, HEIDENHAIN.  
 Fig. 29. Ok. 6, desgl., ohne Jod, HANSEN.  
 Fig. 30. Ok. 12, desgl.  
 Fig. 31. Ok. 4, heiße Chromsäure, BÖHMER.  
 Fig. 32. Ok. 6, GILSON, jodiert, HEIDENHAIN.  
 Fig. 33. Ok. 4, FLEMMING, HEIDENHAIN.  
 Fig. 34. Ok. 12, wie No. 32.  
 Fig. 35. Ok. 6, GILSON, ohne Jod, HANSEN.  
 Fig. 36. }  
 Fig. 37. } Ok. 6, desgl., HEIDENHAIN.  
 Fig. 38. }  
 Fig. 39. Ok. 6, desgl., jodiert, HANSEN.  
 Fig. 40. Ok. 4, heiße Chroms., BÖHMER.  
 Fig. 41. Ok. 4, FLEMMING, HEIDENHAIN.  
 Fig. 42. Ok. 4, GILSON, jodiert, HEIDENHAIN.  
 Fig. 43. Ok. 4, desgl., HANSEN. 1, 2 u. 3 drei verschiedene  
 Nukleolen bei verschiedener Einstellung.  
 Fig. 44. Ok. 4, desgl.  
 Fig. 45. Ok. 4, desgl. Drei Nukleolen bei verschiedener Ein-  
 stellung.  
 Fig. 46. Ok. 4, desgl. Die beiden Teile des Nucleolus links  
 oben sind bei verschiedener Einstellung sichtbar.  
 Fig. 47. Ok. 6, GILSON, jodiert, HANSEN.  
 Fig. 48. Desgl., Chrom, BÖHMER.  
 Fig. 49. Ok. 6, 5  $\mu$ , GILSON, ohne Jod, Bordeaux, HEIDENHAIN.  
 Fig. 50. Ok. 6, 5  $\mu$ , GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN.  
 Fig. 51. Ok. 6, GILSON, jodiert, HEIDENHAIN.  
 Fig. 52. Ok. 12, FLEMMING, HEIDENHAIN.  
 Fig. 53. Ok. 12, desgl.  
 Fig. 54. Ok. 6, wie 51.  
 Fig. 55. Ok. 6, 5  $\mu$ , GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN.  
 Fig. 56. Ok. 6, GILSON, jodiert, HANSEN.  
 Fig. 57. Ok. 6, desgl.  
 Fig. 58. Ok. 6, desgl., HEIDENHAIN.  
 Fig. 59. Ok. 12, 5  $\mu$ , GILSON, ohne Jod, Bordeaux, HEIDENHAIN.  
 Fig. 60. Dieselbe Stelle mit Ok. 4.  
 Fig. 61. Ok. 12, 5  $\mu$ , wie 59.  
 Fig. 62. Ok. 6, FLEMMING, Saffranin, Solidgrün.  
 Fig. 63. Ok. 12, 5  $\mu$ , wie 59.  
 Fig. 64. Ok. 6, GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN.  
 Fig. 65. Ok. 12, wie 56.  
 Fig. 66. Ok. 6, heiße Chroms., BÖHMER.  
 Fig. 67. Ok. 4, wie 51.

Fig. 68. Ok. 6, ZENKER, BIONDI.

Fig. 69. Ok. 12, Chrom., HEIDENHAIN.

Fig. 70. Ok. 6, wie 51.

# Tafel XV und XVI, Photogramme 1—21b

(hergestellt mit den Hilfsmitteln des Ateliers der Breslauer Anatomie<sup>1</sup>).

No. 1. Aus einem dotterlosen Ei des Stadiums 2. Fixiert mit GILSON'scher Flüssigkeit, jodiert, gefärbt 5 Min. ohne Differenzierung in HANSEN'schem Hämatoxylin. Balglänge 35 cm, Eosinsilberplatte. Hom. Imm. 2mm. Proj.-Ok. 4. Tubusl. 160 mm. Lichtfilter.

No. 2. Aus einem Ei Ende des Stadiums 3. ZENKER'sche Flüssigkeit, BRONDI'sche Lösung. Balglänge 28 cm, sonst wie No. 1.

No. 3. Aus einem Ei zu Beginn des Stadiums 3. GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN. Aufnahme wie No. 1.

No. 4. Ei Beginn von Stadium 4. Vergl. Fig. 8. Heiße Chromsäure, BÖHMER. Aufnahme wie No. 1.

No. 5. Stadium feinsten Verteilung (3). Vergl. Fig. 10. GILSON, jodiert, HEIDENHAIN. Aufnahme wie No. 1.

No. 6. Stadium 3. Vergl. Fig. 16. GILSON, jodiert, HEIDENHAIN. Aufnahme wie No. 1.

No. 7. Beginn von Stadium 4. Vergl. Fig. 21. GILSON, ohne Jod, Bordeaux, HEIDENHAIN, 5  $\mu$ . Aufnahme wie No. 1.

No. 8. Junges Ei aus Stadium 2. GILSON, jodiert, HEIDENHAIN. Vergl. Fig. 22. Balglänge 18 cm, Proj.-Ok. 4, sonst wie No. 1.

No. 9. Ei Ende des Stadium 2. Vergl. Fig. 24. Heiße Chromsäure, BÖHMER. Aufnahme wie No. 1.

No. 10. Junges Ei, zwischen Stadium 1 und 2. FLEMMING, HEIDENHAIN. Vergl. Fig. 27. Balglänge 35 cm, Proj.-Ok. 2, sonst wie No. 1.

No. 11. Ei im Stadium 4, Bildung der Moosfiguren. Vergl. Fig. 31. Heiße Chromsäure, HEIDENHAIN. Balglänge 28 cm, sonst wie No. 1.

No. 12. Ei des Stadiums 3. Vergl. Fig. 33. FLEMMING, HEIDENHAIN. Balglänge 37 cm, sonst wie No. 1.

No. 13. Junges Ei, Stadium 2. GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN, Proj.-Ok. 2, sonst wie No. 1.

No. 14. Junges Ei, Stadium 2. GILSON, jodiert, DELAFIELD'sches Hämatoxylin. Proj.-Ok. 2, sonst wie No. 1.

1) Eine Reihe von Aufnahmen, auf die nachstehend ausdrücklich verwiesen wird, sind mit mehr Details bereits oben auf Tafel XIII und XIV in Zeichnungen wiedergegeben.



No. 15. Centralkörper. Perimitotische Nukleolen in Auflösung. Vergl. Fig. 43—46. GILSON, jodiert, HANSEN'sches Hämotoxylin, ohne Differenzierung. Balglänge 28 cm, Proj.-Ok. 2, sonst wie No. 1.

No. 16. Ei des Stadiums 3. Vergl. Fig. 49. GILSON, ohne Jod, HEIDENHAIN, Bordeaux, 5  $\mu$ , wie No. 1.

No. 17. Ei des Stadiums 3. GILSON, jodiert, HANSEN'sches Hämatoxlin 15 Minuten. Aufnahme wie No. 1.

No. 18. Ei des Stadium 3. Vergl. Fig. 57. GILSON, jodiert, HANSEN; Kompens.-Ok. 12, Balglänge 18 cm, sonst wie No. 1.

No. 19. Ei desselben Stadiums, 5  $\mu$ . GILSON ohne Jod, Bordeaux, HEIDENHAIN, Aufnahme wie No. 19.

No. 20. Ei desselben Stadiums, 10  $\mu$ . GILSON, jodiert, HANSEN 15 Minuten. Aufnahme wie No. 19.

No. 21a und b. Zwei aufeinander folgende Schnitte eines Eies von Petromyzon Planeri. Junges dotterloses Ei eines 11 cm langen Ammocoetes. Sublimat-Eisessig, 6  $\mu$ , HEIDENHAIN, Picrorubin.

---

# Inhalt.

	Seite
Einleitung: Aufgaben und Ergebnisse. — Anordnung des Stoffes . . . . .	217
I. Kapitel: Das Keimbläschen des Tritoneneies in Abhängigkeit von Fixierung und Färbung . . . . .	221
II. Kapitel: Die Erscheinungen der Nukleolenauflösung unabhängig von Fixierung und Färbung . . . . .	233
III. Kapitel: Zusammenfassende Darstellung der Nukleolenauflösung . . . . .	244
IV. Kapitel: Grundlagen einer Theorie der Eireifung . . . . .	250
V. Kapitel: Theorie der Eireifung . . . . .	271
1. Funktionelle Theorien der Eireifung oder die Beziehungen zwischen dem Keimbläschen und der Eizelle.	
2. Morphologische Theorie der Eireifung.	
Verzeichnis der Litteratur . . . . .	286
Erklärung der Abbildungen und der Photogramme . . . . .	291

# Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile.

Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre.

Von

**Valentin Häcker,**

Technische Hochschule, Stuttgart.

Hierzu Tafel XVII—XX und 16 Figuren im Text.

Vor einer Reihe von Jahren haben RÜCKERT und ich<sup>1)</sup> bei verschiedenen Copepoden festgestellt, daß die Furchungskerne nicht bloß im Ruhezustand, sondern auch während der Mitose aus zwei vom Ei- und Samenkern abstammenden Hälften zusammengesetzt sind, und daß dieser Doppelbau der Kerne sich am längsten in der Keimbahn, und zwar bis zu den Urogenitalzellen verfolgen läßt.

Obgleich diese Befunde, denen bald ähnliche in anderen Tiergruppen folgten, bis zu einem gewissen Grade den üblichen Vorstellungen über die Folgen des Befruchtungsprozesses im Wege standen, so mußte doch von einer weitergehenden theoretischen Verwertung derselben abgesehen werden, solange sie nicht in drei Richtungen eine Vervollständigung erfuhren. Es mußte zunächst geprüft werden, ob die von RÜCKERT ausgesprochene Vermutung, daß die Doppelkernigkeit bis ins Keimbläschenstadium fort dauere, richtig sei, sodann mußte das specielle Verhalten der elterlichen

1) V. HÄCKER, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus, Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. V, 1892, p. 244, Fig. 29; J. RÜCKERT, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies, Arch. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895; V. HÄCKER, Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops, Arch. mikr. Anat., Bd. XLVI, 1896.

Kernanteile unmittelbar vor dem folgenden Befruchtungsprozeß, also zwischen der zweiten und dritten Generation, untersucht werden, und schließlich galt es, zu ermitteln, ob es sich nicht bloß um sporadische Vorkommnisse, sondern um eine allgemeine Erscheinung im Tier- und Pflanzenreich handle.

In der erstgenannten Richtung bewegten sich die Untersuchungen, über deren Ergebnisse ich im Frühjahr 1901 im Anatomischen Anzeiger eine kurze Mitteilung<sup>1)</sup> machen konnte. Seither habe ich unter Wiederaufnahme und Vervollständigung meines alten Cyclopsmaterials auch den zweiten und mittelst Heranziehung anderer Objekte und möglichst vollständiger Berücksichtigung der Litteratur den dritten Punkt in Angriff genommen. Die Resultate aller dieser morphologischen Vorarbeiten sind es, welche in der vorliegenden Schrift zusammengefaßt und der experimentellen Forschung nutzbar gemacht werden sollen.

## 1. Kapitel.

### Biologische Vorbemerkungen.

Da mein früheres Material, *Cyclops brevicornis*, eine weitere Verfolgung der Autonomie der Kernhälften über das Stadium der Urgenitalzellen hinaus nicht gestattete, weil keine genügende Anzahl von jüngeren Larven beschafft werden konnte, versuchte ich, mit Hilfe pelagischer, in unbegrenzter Menge zu erlangender Formen weiter zu kommen. Auf diese Weise kam ich dazu, die pelagischen („limnetischen“) Copepoden des Titisees zu untersuchen.

Wie bereits an anderer Stelle<sup>2)</sup> mitgeteilt wurde, habe ich im Titisee, einem im Hoch-Schwarzwald am Fuße des Feldberges in der Höhe von 848 m gelegenen Seebecken, die verhältnismäßig große Anzahl von vier limnetischen Copepodenarten vorgefunden, nämlich *Cyclops strenuus* FISCH., *Heterocope saliens* LILLJ., *Diatomus laciniatus* LILLJ. und *D. denticornis* WIERZ. In diesem Jahre

---

1) V. HÄCKER, Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.

2) V. HÄCKER, Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. XII, 1901.



(Juni 1902) hat Herr stud. E. WOLF noch die eisacktragenden Weibchen einer fünften limnetischen Art, *Cyclops oithonoides* Sars, im Titisee angetroffen, so daß also dieser an Zahl der limnetischen Copepodenarten alle großen Schweizer Seebecken übertrifft. Die 4 erstgenannten Arten, von denen *Cyclops strenuus* zur Familie der Cyclopiden, die 3 übrigen zu den Centropagiden (Calaniden der älteren Autoren) gehören, sind entsprechend dem postglacialen Charakter des Titisees sog. subglaciale Formen, d. h. solche, welche einerseits im Norden der alten Welt, in skandinavischen, finnischen und sibirischen Wasserbecken, andererseits im Gürtel der mitteleuropäischen Hochgebirge (Pyrenäen, Alpen, Tatra, Kaukasus) vorkommen.

Alle 4 erstgenannten Copepoden sind wenigstens im Titisee monocyclische Formen, d. h. Formen, welche nur einmal im Jahr während einer kürzeren oder längeren Periode in Fortpflanzung stehen und zu ihrer Entwicklung annähernd 12 Monate bedürfen. Ich gebe im folgenden eine kurze Zusammenstellung der bezüglichen Daten und zum Vergleich einige Angaben der Schweizer Autoren.

Für *Cyclops strenuus* liegen eine Reihe von gut übereinstimmenden Daten vor. Ich habe ihn in dem von Ende Dezember bis Anfang April eisbedeckten Titisee (848 m) im Mai in Fortpflanzung angetroffen, nach ZSCHOKKE<sup>1)</sup> beginnt im oberen See von Arosa (1740 m) seine Hauptvermehrungszeit im Mai und Juni, in sehr hoch gelegenen kalten Gebirgsseen dagegen, z. B. in den Seen des Rhätikons (1874—2313 m), erst im Juli und August. In dem nur sehr selten von ausgedehnten Eisdecken bedeckten Vierwaldstätter See scheint *Cyclops strenuus* nach G. BURCKHARDT<sup>2)</sup> dicyklisch zu sein, indem die erste Generation von Januar bis März, die zweite von Juli bis August sich in Fortpflanzung befindet.

*Heterocope saliens* habe ich im Titisee von der zweiten Hälfte des Juni bis in die erste Hälfte des Oktober in Fortpflanzung angetroffen. Während dieser ganzen Zeit trugen viele Weibchen die Samenballen am Abdomen angeheftet, und die Eileiter strotzten von zahlreichen, auf verschiedener Entwicklungs-

1) F. ZSCHOKKE, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen, Basel, Genf und Lyon 1900, p. 150.

2) G. BURCKHARDT, Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstätter Sees, Luzern 1900, p. 168.

stufe stehenden Eizellen, was auf eine sehr lebhafte und im Gegensatz von *Diaptomus* nicht schub- oder satzweise, sondern kontinuierlich erfolgende Eiproduktion schließen läßt. Den Vorgang der Eiablage habe ich so wenig wie meine Vorgänger (GRUBER, NORDQUIST u. A.) verfolgen können, zweifellos werden aber die Eier, wie bei vielen marinen Verwandten (*Cetochilus* u. a.) einzeln abgesetzt.

***Diaptomus laciniatus*** beginnt im Titisee die Bildung von Eisäckchen schon im März, noch unter der Eisdecke. Die Vermehrung erreicht ihr Maximum im Mai, also etwa 3 Monate später als in dem eisfreien Vierwaldstätter See, wo G. BURCKHARDT<sup>1)</sup> das Maximum der Eier tragenden Weibchen im Mittel um den 15. Januar fand.

***Diaptomus denticornis*** produziert im Titisee von Ende Juni bis Anfang Oktober Eiersäcke. Das Maximum der Fortpflanzungstätigkeit fällt jedoch in den August, also in den nämlichen Monat, in dem diese Art auch in den Hochgebirgsseen in die Geschlechtsreife eintritt. Es ist bemerkenswert, daß der nach ZSCHOKKE als hochalpin und hochnordisch zu bezeichnende, den hochalpinen, subglacialen Verhältnissen streng angepaßte *D. denticornis* auch im Titisee jenen Termin eingehalten hat, trotzdem dieser See schon im Anfang April, also 2—3 Monate früher als die Hochgebirgsseen, aufzufrieren pfllegt.

Während also im Titisee die Hauptvermehrung des *D. laciniatus* in die Frühlingsmonate fällt, ist diejenige von *D. denticornis* auf den Hochsommer konzentriert. Es mag vielleicht mit diesem, im wesentlichen auch für die Alpenseen geltenden Verhältnis zusammenhängen, daß beide Arten in demselben Seebecken zusammen vorkommen, während sich z. B. *D. denticornis* und *bacillifer*, welche die gleiche Fortpflanzungszeit besitzen, wenigstens in den Alpen in einem und demselben See ausschließen<sup>2)</sup>.

Im Anschluß an diese Bemerkungen über die jährliche Periodizität der 4 Arten sollen noch einige Worte über das zeitliche Auftreten der beiden Geschlechter der 2 *Diaptomus*-arten hinzugefügt werden. Bei *Diaptomus denticornis* und noch mehr bei *D. laciniatus* trat mir die Erscheinung entgegen, daß die Geschlechter in den Stadien vor Erlangung der vollen Geschlechtsreife in den Oberflächenschichten des Sees sehr ungleichmäßig gemischt sind. Während an den klaren heißen Sommertagen, an

1) G. BURCKHARDT, l. c. p. 164.

2) F. ZSCHOKKE, l. c. p. 127.

welchen wir unsere meisten Fänge ausgeführt haben, in den Oberflächenschichten (0 – 2 m) die jungen Weibchen ganz außerordentlich überwogen, fanden sich im Winter in den beiden unter der Eisdecke gemachten Fängen die Männchen in großer Majorität vor. Eine genauere Betrachtung der Zahlenverhältnisse führte mich zu der Auffassung, daß die Weibchen mehr gleichmäßiger in den verschiedenen überhaupt bewohnten Schichten verteilt sind, während „die Männchen, als die sensitiveren, speciell wohl auch gegen Licht und Wärme empfindlicheren Individuen mehr eine bestimmte, je nach den Licht- und Wärmeverhältnissen tiefere oder höhere Schicht, ein bestimmtes Optimum, einhalten“ und also an klaren Sommertagen sich mehr in die tieferen Schichten hinabsenken, unter der wenig transparenten Schee- und Eisdecke dagegen nach der Höhe streben.

Diese am Titisee-Material gewonnenen Ergebnisse stehen in bestem Einklang mit denjenigen von G. BURCKHARDT<sup>1)</sup>, welcher die limnetische Fauna des Vierwaldstätter-Sees zum Gegenstand einer außerordentlich umfassenden und erschöpfenden Untersuchung gemacht hat. So sagt BURCKHARDT<sup>2)</sup> von *Diaptomus gracilis*, daß die Männchen eine sehr deutlich ausgeprägte tägliche Wanderung zeigen, die sich strikte nach der Intensität der Beleuchtung und nach der Klarheit des Wassers richtet, und daß die Weibchen nicht ganz so stark und bedeutend weniger schnell auf die Lichtunterschiede reagieren. Ein noch prompteres Reagieren auf die Lichtveränderungen fand BURCKHARDT bei *D. laciniatus*. Die Männchen dieser Form dringen bei Nacht sehr stark gegen die Oberfläche an und konzentrieren sich hier in der obersten 1 Meter-Schicht, während die Weibchen nachts immer noch auf die 20—50 obersten Meter verteilt sind.

Ein Unterschied zwischen den Verhältnissen in den beiden Seen besteht nur darin, daß in dem infolge seines Reichtums an gelösten organischen Substanzen tiefbraun gefärbten Titisee die Copepoden an und für sich mehr in den Oberflächenschichten konzentriert sind als in dem transparenten, gewöhnlich blau-grünen Vierwaldstätter-See.

---

1) Die schöne Arbeit G. BURCKHARDT's ist mir erst nach Veröffentlichung meiner ersten Mitteilung in die Hände gelangt. So sehr ich auch auf der einen Seite bedauert habe, ihr Erscheinen übersehen zu haben, so erfreulich erscheint es mir andererseits, daß wir unabhängig voneinander zu den gleichen Ergebnissen gelangt sind.

2) l. c. p. 227 ff.

## 2. Kapitel.

**Zur Entwicklungsgeschichte der Centropagiden.**

Von den 5 limnetischen Titisee-Copepoden haben mir nur die 3 Centropagiden als Material für die eigentliche Untersuchung gedient. Von diesen 3 Formen sind die beiden Diaptomusarten, insbesondere *D. denticornis*, sowohl für die embryonalen, als für die larvalen Stadien, Heterocope der oben besprochenen Verhältnisse halber nur für die letzteren in Betracht gekommen.

Die Entwicklung der Eier von *Diaptomus denticornis* schließt sich sowohl in ihrem äußeren Verlauf, als in Bezug auf die kerntheilungsgeschichtlichen Verhältnisse durchaus an diejenige des Cyclopseies an. Ich will daher nur auf zwei Punkte genauer eingehen, bezüglich welcher ich einige neue Thatsachen von allgemeinerem Interesse dem bisher Bekannten hinzufügen kann, nämlich auf die Bildung von Dauereiern und auf die histologische Differenzierung der Keimbahnzellen.

Ueber die Bildung von Dauereiern bei *Diaptomus*. Bei der Feststellung des Fortpflanzungszyklus der beiden Diaptomusarten des Titisees war mir aufgefallen, daß dieselben bezüglich der Geschwindigkeit der Entwicklung einen wesentlichen Unterschied zeigen. Wie wir gesehen haben, fällt im Titisee die Fortpflanzung des *Diaptomus laciniatus* in die Monate März bis Mai. Schon Ende Juli, also nur zwei bis drei Monate nach der Hauptvermehrung, wimmeln die Oberflächenschichten des Sees von geschlechtlich differenzierten, mit allen sekundären Geschlechtscharakteren ausgestatteten *Laciniatus*-Jungen, welche dann ganz langsam während des Herbstes und Winters, also im Verlauf von 8 Monaten, zur vollen Reife heranwachsen. Im Gegensatz dazu treten bei *Diaptomus denticornis*, dessen Hauptvermehrung in den August fällt, geschlechtlich differenzierte Jugendformen erst im folgenden Juni, also zehn Monate später auf, während die Weiterentwicklung zur vollen Geschlechtsreife außerordentlich rasch, in dem kurzen Zeitraum von etwa zwei Monaten, vor sich geht.

Diese merkwürdige Verschiedenheit führte mich vor die Frage, in welchem Stadium die *Denticornis*-Brut überwintert. Um diese Frage zu beantworten, untersuchte ich zunächst, bis zu welchem Stadium die Embryonen von *D. denticornis* in den Eisäcken der Mütter herumgetragen werden. Da ergab sich denn, wie ich zur



Vervollständigung der in der früheren Mitteilung gemachten Angaben kurz ausführen möchte, folgende Sachlage.

Untersucht man zu Anfang der Vermehrungszeit von *Diaptomus denticornis*, also in den ersten Augusttagen, den Inhalt der Eisäcke, so ergeben sich im wesentlichen die nämlichen Verhältnisse, wie bei den tümpelbewohnenden Copepoden, bei *Cyclops* und *Canthocamptus*: es kommen relativ selten die Befruchtung, die früheren Furchungsstadien, die Blastula und Gastrula, dagegen in überwiegender Anzahl die älteren Embryonalphasen, namentlich das Naupliusstadium zu Gesicht. Selbstverständlich hängt dieses Verhältnis mit der relativen Dauer der einzelnen Phasen zusammen. Beispielsweise wiesen 30 auf Schnitten untersuchte Eisäcke von *Diaptomus denticornis* aus einem Fange vom 6. August (1900) folgende Zahlenverhältnisse auf:

I. Richtungskörperbildung, Befruchtung	0 = 0 %	} 56,66 %
II. Furchung bis zur Blastula	6 = 20 %	
III. Gastrulation und vollendetes Gastrulastadium („Dauerstadium“)	11 = 36,66 %	
IV. Spätere Embryonalstadien bis zum Nauplius	13 = 43,33 %	43,33 %

Nur wenige Wochen später ist aber die Sachlage eine ganz andere. Man findet nunmehr fast ausschließlich die Furchungsstadien und die einzelnen Phasen der Gastrulation, dagegen nur sehr spärlich die späteren Embryonalstadien. So enthielten 20 auf Schnitten untersuchte Eisäcke aus einem am 19. August des nämlichen Jahres (1900) gemachten Fange folgende Stadien:

I. Richtungskörperbildung, Befruchtung	3 = 15 %	} 90 %
II. Furchung bis zur Blastula	7 = 35 %	
III. Gastrulation und vollendetes Gastrulastadium („Dauerstadium“)	8 = 40 %	
IV. Spätere Embryonalstadien bis zum Nauplius	2 = 10 %	10 %

Diese beträchtliche Verschiedenheit zwischen dem früheren und dem späteren Fange findet ihre Erklärung in dem Umstande, daß *Diaptomus denticornis* zweierlei Eier produziert, und zwar im ersten Teil seiner Vermehrungsperiode „Subitaneier“, welche sich innerhalb des Eisackes kontinuierlich bis zum Naupliusstadium weiterentwickeln, im zweiten Teil vorwiegend „Dauereier“, welche zunächst nur bis zu einem bestimmten, im folgenden genauer zu bezeichnenden Stadium gelangen.

Die beiden Arten von Eiern sind von Beginn des Gastrulationsprozesses an sofort an der verschiedenen Umhüllung zu erkennen: die Subitaneier sind bis zum Naupliusstadium — außer von der gemeinschaftlichen Eisackhülle — nur von einer dünnen, als Dottermembran zu bezeichnenden Special-Eihaut, die Dauereier dagegen von einer doppelwandigen, chitinösen Kapsel umschlossen.

Es möge zunächst die Beschaffenheit und Entstehungsweise dieser Kapsel an der Hand der Figuren 11—14 besprochen werden.

Die Fig. 11 zeigt die letzten Mitosen des achten Teilungsschrittes der Blastodermzellen. Die großkernigen Entodermzellen (*E*), von denen 3 im Schnitte liegen, zeigen noch kein Anzeichen der achten Teilung und nehmen, wie dies auch bei den Cyclops-eiern im entsprechenden Stadium<sup>1)</sup> der Fall ist, infolge der Expansion der sich teilenden Blastodermzellen eine palisadenartige Gestalt an. Auf der Kuppe der von ihnen gebildeten pfropfartig in die Furchungshöhle hineinragenden Masse liegt die primäre Urogenitalzelle (*A*-Zelle). In diesem Stadium sieht man, wie unterhalb der dünnen Dottermembran<sup>2)</sup> (*Dm*) die äußere chitinöse Kapsel (*Ch*<sub>1</sub>) zur Abscheidung gelangt.

In Fig. 12 haben die Blastodermzellen größtenteils den neunten, die Entodermelemente den achten Teilungsschritt vollendet, und ebenso hat die primäre Urogenitalzelle durch Teilung die beiden sekundären oder definitiven Urogenitalzellen geliefert. In diesem Stadium erfolgt die Bildung der inneren Chitinkapsel (*Ch*<sub>2</sub>), welche, was ihre Dicke und sonstige Beschaffenheit anbelangt, der äußeren vollkommen gleicht und auf den Schnitten gewöhnlich durch einen schmalen Spalt von ihr getrennt erscheint.

In den folgenden Stadien zeigten sich die beiden Kapseln häufig vom Embryo abgehoben, was möglicherweise auf eine Wirkung der Reagenzien zurückzuführen ist. In solchen Fällen (Fig. 14) ließ sich innerhalb der inneren Kapsel noch eine weitere, sehr dünne Membran erkennen.

Es ließ sich nun weiterhin durch einen Vergleich zahlreicher Eisäcke aus verschiedenen Fängen der Nachweis führen, daß nur

---

1) Das hier abgebildete Stadium von *Diaptomus* entspricht der in Taf. V, Fig. 29 meiner letzten Cyclops-Arbeit (Die Keimbahn von Cyclops, 1897) abgebildeten Phase.

2) Auf den vorhergehenden Figuren und ebenso in Fig. 13 u. 14 ist die Dottermembran nicht eingezeichnet.

die dünnhäutigen „Subitaneier“ sich innerhalb des Eisackes bis zum Naupliusstadium weiter entwickeln, während die dickschaligen „Dauereier“ nur bis zu einem bestimmten, wohl charakterisierten Stadium gelangen. Dieses Stadium wird dadurch erreicht, daß zunächst die beiden Urogenitalzellen und die sämtlichen, in den vorhergehenden Stadien durch ihre großen Kerne gekennzeichneten Entodermzellen in das Innere der Furchungshöhle hineingeschoben werden. Sie bilden miteinander ein rundliches Paket von Zellen, dessen Umriss in Fig. 13 durch einen dunklen Kontur hervorgehoben ist. Während nun die Entodermzellen die dem neunten Teilungsschritt entsprechende Teilung ausführen (Fig. 13), stülpen sich vom Blastoporus aus zahlreiche kleinzellige Elemente in das Innere des Embryos ein und schieben sich in den Spalt zwischen dem centralen Zellpaket und der Innenfläche des Entoderms. Inwieweit es sich hierbei um entodermale oder mesodermale Elemente handelt, habe ich nicht weiter verfolgt. Hier sei nur erwähnt, daß die betreffenden Bilder vollkommen den bei Cyclops gefundenen entsprechen<sup>1)</sup> und daß auch ein Vergleich mit den von PEDASCHENKO<sup>2)</sup> bei *Lernaea* beobachteten Verhältnissen keine Schwierigkeiten bietet.

In dem nunmehr erreichten Stadium (Fig. 14) bildet der Embryo eine ovoide, vollständig kompakte Zellenmasse, in welcher die Reste der Furchungshöhle und des Blastoporus (vergl. Fig. 13) vollständig verschwunden sind. Die Kerne des Blastoderms sind, wie ich dies auch bei den Dauereiern von Cladoceren (*Sida crystallina*) gefunden habe, von der Peripherie des Eies weg in die Tiefe ihrer Zellterritorien gerückt.

Es wurden bereits oben, im Gegensatz zu den sich kontinuierlich weiterentwickelnden „Subitaneiern“, die Bezeichnungen „Dauereier“, bzw. „Dauerstadium“ gebraucht. Dafür, daß das in Fig. 14 abgebildete Stadium thatsächlich den Beginn einer ängeren Entwicklungsruhe bezeichnet, scheinen mir, wie ich hier kurz zusammenfassen will, folgende Verhältnisse beweisend zu sein: die Thatsache, daß sich bei *Diaptomus denticornis* überhaupt zweierlei Eier vorfinden, ferner die Beschaffenheit der dicken, mehrschichtigen Chitinkapsel und das auffällige Fehlen der bei anderen

1) Vergl. Die Keimbahn von Cyclops, Taf. V, Fig. 34.

2) D. PEDASCHENKO, Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersb., T. XXVI, 1898.

Copepoden so zahlreich sich findenden älteren Embryonalstadien, und schließlich die Ähnlichkeit des fraglichen Stadiums mit dem Ruhestadium der Wintereier der Daphniden<sup>1)</sup>).

Ich glaube es demnach als feststehend betrachten zu dürfen, daß *Diaptomus denticornis* im zweiten Abschnitt der Fortpflanzungsperiode „Dauereier“ erzeugt, womit meines Wissens erstmals für einen Copepoden die Existenz von zweierlei Eiern nachgewiesen sein würde.

Mein konserviertes Material erlaubt es nicht, die weiteren, sich daran anreihenden Fragen zu beantworten: ob die vom Weibchen abgestreiften Eier in flottierendem Zustand oder auf dem Seegrund die Ruhezeit verbringen, wie lange diese Ruhezeit dauert, ob speciell die Embryonen während des ganzen Winters auf diesem Dauerstadium stehen bleiben und in welchem Verhältnis die beiden Entwicklungsweisen zu einander stehen? Die Klarlegung aller dieser Punkte würde nur an Ort und Stelle möglich sein.

Erwähnen muß ich noch, daß ich auch von *Diaptomus lacinia-tus* am Schluß der Fortpflanzungsperiode, im Juni und Juli, vereinzelte Weibchen gefunden habe, welche in ihrem Eisack an Stelle der 6 rasch zu Nauplien sich entwickelnden Eier nur ein oder zwei von einer dicken Hülle umschlossene, auf früheren Entwicklungsstadien befindliche Eier mit sich führten.

### Histologische Differenzierung der Keimbahnzellen.

Ehe ich auf den eigentlichen Gegenstand, die Autonomie der elterlichen Kernhälften, eingehe, soll noch eine kurze Beschreibung der Keimbahn unserer Objekte, d. h. der vom befruchteten Ei zur Gonadenanlage führenden Zellenfolge, vorausgeschickt werden.

Für *Cyclops brevicornis* habe ich in früheren Arbeiten angegeben, daß die Keimbahn durch eine Reihe von besonderen Merkmalen gekennzeichnet ist: nicht nur, daß die auch bei den übrigen Furchungszellen zu beobachtenden Erscheinungen, nämlich die Autonomie der elterlichen Kernhälften und die Heterotypie des Kernteilungsverlaufes, sich in dieser Zellenfolge am längsten und ausgeprägtesten forterhalten, sondern es kommen noch zwei weitere Merkmale hinzu, welche in jedem einzelnen Furchungsstadium die Keimbahnzellen ohne weiteres charakterisieren, nämlich die zu-

1) Vergl. V. HÄCKER, Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Ber. Nat. Ges. Freiburg, Bd. VIII, 1894.



nehmende Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit (zunehmende Phasendifferenz) und das Auftreten einer besonderen morphologischen Differenzierung, der Außenkörnchen oder Ektosomen.

Die nämlichen vier Merkmale finden sich auch bei den Eiern von *Diaptomus denticornis* wieder, wie unter Hinweis auf die beigegebenen Figuren, in welchen die Keimbahnzellen durch einen roten Ton gekennzeichnet sind, in kurzem gezeigt werden soll.

Das erste Merkmal, die Autonomie der Kernhälften, bildet den eigentlichen Gegenstand unserer Untersuchung und kann daher bei diesen Vorbemerkungen übergangen werden. Die beiden folgenden, die Heterotypie des Kernteilungsverlaufes und die zunehmende Phasendifferenz, werden beispielsweise durch die Figur 4, welche den Uebergang vom Vier- zum Achtzellenstadium darstellt, veranschaulicht. Die 3 im Schnitte getroffenen Kernteilungsfiguren zeigen alle einzelnen Unterphasen der Metakinese, d. h. das Auseinanderweichen der Spalthälften, also Bilder, welche bekanntlich gerade beim heterotypischen Kernteilungsmodus besonders häufig und in besonders charakteristischer Weise zur Anschauung kommen. Die Figur läßt ferner deutlich erkennen, daß die Kernteilung der Keimbahnzelle bemerklich hinter den übrigen Kernteilungen zurückgeblieben ist, eine Differenz der Phase, welche in den nächsten Furchungsstadien sich stufenweise größer gestaltet und z. B. schon beim Uebergang vom 16- zum 32-Zellenstadium fast die ganze Spanne eines Kernteilungsaktes umfaßt, insofern hier die Keimbahnzelle erst die Prophasen und zwar die Diakinese aufweist, während ein Teil der übrigen Zellen den betreffenden Teilungsschritt bereits vollendet hat (Fig. 5 u. 6).

Auf das vierte Merkmal, das Auftreten der Außenkörnchen, muß etwas genauer eingegangen werden. Bei *Cyclops brevicornis* gestaltet sich dieser Vorgang in der Weise, daß jeweils bei der Teilung der Keimbahnzelle und nur bei dieser im Umkreis des einen Poles rundliche, verschieden große Körnchen auftreten, welche sich ähnlich wie die Nukleolen färben, während der Neubildung der Tochterkerne anscheinend zu größeren Brocken zusammenfließen und im Verlauf der eigentlichen „Kernruhe“ wieder vollständig verschwinden. Bezüglich dieser Körnchen, für welche ich den physiologisch indifferenten Namen „Außenkörnchen“ (Ektosomen) vorgeschlagen habe, blieben eine ganze Reihe von Punkten dunkel: was ihre Herkunft anbelangt, so konnte nur ganz vermutungsweise an einen Zusammenhang mit den Nukleolen gedacht

werden<sup>1)</sup>; ferner mußte dahingestellt bleiben, ob bei der Teilung der Keimbahnzelle das körnchenführende oder das körnchenfreie Produkt zur neuen Keimbahnzelle wird<sup>2)</sup>; und endlich war es trotz vielfacher Uebereinstimmung der Bilder zunächst vollkommen ausgeschlossen, Beziehungen zu der Chromatindiminution bei *Ascaris* aufzufinden<sup>3)</sup>.

In allen diesen drei Punkten glaube ich nun infolge der Befunde bei *Diaptomus denticornis* um einige Schritte weitergekommen zu sein. Was zunächst das Thatsächliche anbelangt, so sei nur kurz erwähnt, daß die Außenkörnchensubstanz in der Keimbahnzelle sich erstmals in der Phase des segmentierten Knäuels (Diakinese) als eine einseitig dem einen Kernpol angelagerte Masse bemerklich macht (Fig. 5), daß sie dann allmählich in die Umgebung des betreffenden Spindelpols rückt und jetzt mehr in Gestalt kleiner Körnchen erscheint (Fig. 6, 4, 3, 2, 1) und schließlich zu Beginn des Ruhestadiums vor ihrem vollständigen Schwunde wieder in Form einer kuchen- oder wurstähnlichen Masse dem Kern anliegt (Fig. 7—10).

Um nun auf die Herkunft der Außenkörnchen zu sprechen zu kommen, so zeigen die Bilder bei *Diaptomus* jedenfalls so viel mit Sicherheit, daß diese Gebilde nicht einfach die direkten Umwandlungsprodukte der Nukleolen des Mutterkerns sein können. Denn wenn auch bei *Diaptomus*, ebenso wie bei *Cyclops* das erste Auftreten annähernd mit dem Schwunde der Nukleolen zusammenfällt (Fig. 5 und 6), so ist doch die Masse der Außenkörnchensubstanz zweifellos viel größer als die der gesamten, vor Beginn der Kernteilung vorhandenen Nukleolarsubstanz und zweitens habe ich den entschiedenen Eindruck gewonnen, daß die Masse der Außenkörnchensubstanz auch in der Zeit zwischen dem Spiremiostadium und dem Tochterkernstadium noch in fortgesetzter Zunahme begriffen ist (vergl. Fig. 5 und 6 einerseits mit Fig. 7 und 8 andererseits). Angesichts dieses Verhaltens möchte ich, ohne mich auf den Gegenstand weiter einzulassen oder ein abschließendes Urteil abgeben zu wollen, meine auf den Erfahrungen bei *Cyclops* und *Diaptomus* beruhende Auffassung dahin kurz zusammenfassen, daß ich die Außenkörnchen, ähnlich wie die Nukleolen, für temporäre, nicht-strukturierte Abscheidungen oder

1) Die Keimbahn von *Cyclops*, p. 66 ff.

2) l. c. p. 74.

3) l. c. p. 63 ff.

Zwischenprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels halte, welche in ganz bestimmten Zuständen der Zelle zur Abscheidung gelangen bzw. wieder aufgelöst werden.

Eine mehr befriedigende Antwort vermag ich auf die Frage zu geben, ob die körnchenführende oder die körnchenfreie Zellhälfte zur neuen Keimbahnzelle („Stammzelle“ BOVERI's) wird. Die Figuren 7—10, welche drei verschiedenen Eisäcken entnommen sind, geben eine Reihe von Phasen des sechsten Teilungsschrittes wieder. Von den nach Ablauf des fünften Teilungsschrittes vorhandenen 32 Zellen sind in Fig. 7 dreißig somatische Zellen in abermaliger Teilung begriffen, in Fig. 8 ist diese sechste Teilung beinahe, in Fig. 9 und 10 bereits ganz abgelaufen. Die beiden übrigen Zellen, nämlich die (rot gezeichnete) Keimbahnzelle (A-Zelle) und ihre Schwesterzelle (B-Zelle) machen in Fig. 7 und 8 noch keine Miene zur Ausführung des sechsten Teilungsschrittes, in Fig. 9 ist die Keimbahnzelle in das Stadium des Spirems, in Fig. 10 in das der Diakinese eingetreten. Daß, nebenbei bemerkt, in den späteren Phasen (Fig. 9 und 10) die Keimbahnzelle weniger weit in die Furchungshöhle eingedrungen erscheint als in den früheren (Fig. 7 und 8), ist, wie ich glaube, nicht als individuelle Variation aufzufassen, sondern als eine normale Folge der Zustände: ich denke mir, daß die während der Teilung der somatischen Zellen passiv in die Furchungshöhle hereingepreßte Keimbahnzelle (Fig. 7 und 8) zu Beginn der eigenen Teilung sich in ähnlicher Weise, wie dies für jüngere Furchungszellen und Epithelzellen genugsam bekannt ist, abzurunden bemüht ist und sich dabei teilweise wieder aus der Furchungshöhle zurückzieht (Fig. 9 und 10).

In dieser Folge von Figuren ist nun deutlich zu erkennen, daß die Außenkörnchensubstanz, welche während des fünften Teilungsschrittes gebildet worden war, nicht in der großen, durch den Umfang ihres Kernes gekennzeichneten Keimbahnzelle, sondern in dem kleinen, vielfach geradezu rudimentär erscheinenden und höchstwahrscheinlich überhaupt nicht mehr sich teilenden Schwester-element gelegen ist.

Wenn dies aber für den fünften Teilungsschritt Geltung hat, so ist der Schluß kaum abzuweisen, daß auch bei den vorhergehenden Furchungen die in der Keimbahnzelle gebildete Außenkörnchensubstanz nicht der neuen Keimbahnzelle, sondern jeweils ihrer Schwesterzelle als Mitgift überliefert wird, um hier während des Kernruhestadiums der Auflösung anheimzufallen.

Von diesem Standpunkte aus glaube ich nun auch der Beantwortung der dritten Frage näher treten zu können, nämlich der Frage, welche Beziehungen zwischen der Bildung der Außenkörnchen der Copepoden und der Chromatindiminution bei *Ascaris* bestehen. Jedenfalls kann darauf hingewiesen werden, daß es bei *Ascaris* stets, bei den Copepoden mindestens bei einem Teilungsschritte die Schwesterzelle der Keimbahn- oder Stammzelle ist, in welcher die Ab- oder Ausscheidung erfolgt. Es besteht also wenigstens hinsichtlich der Zelle, in welcher sich die Vorgänge abspielen, eine gewisse Uebereinstimmung, und wir könnten sagen, daß sich in der Schwesterzelle der Keimbahnzelle bei den Copepoden gleich bei ihrer Entstehung, bei *Ascaris* erst bei ihrer Teilung ein Differenzierungsvorgang abspielt, der durch das Auftreten gewisser cellulärer bzw. nukleärer Abscheidungen charakterisiert ist. Ob die Uebereinstimmung weitergeht, ob etwa auch die Abscheidungen bei den Copepoden dem Chromatin entstammen <sup>1)</sup>, und ob überhaupt die physiologische Wurzel in beiden Fällen die nämliche ist, darüber möchte ich keine weiteren Vermutungen aufstellen.

Immerhin scheint Aussicht vorhanden zu sein, daß wir auf diesem Gebiete nicht lange auf ein größeres Vergleichsmaterial zu warten haben werden. Jetzt schon tauchen da und dort Beobachtungen auf, welche sicherlich bei eingehenderer Weiterverfolgung Anknüpfungspunkte bieten werden: so hat, wie ich schon in meiner früheren Arbeit im Nachtrag anführen konnte, JENNINGS <sup>2)</sup> in den Entodermzellen eines Rädertieres (*Asplanchna*) vom vierten Teilungsschritte an einseitige Körnchenansammlungen gefunden, die außerordentlich an die Außenkörnchen der Copepoden erinnern, und andererseits hat ganz neuerdings GIARDINA <sup>3)</sup> bei der Oogonienbildung des Schwimmkäfers (*Dytiscus*) gewisse Differenzierungen festgestellt, bei denen man lebhaft an die BOVERI'schen Befunde bei *Ascaris* erinnert wird.

1) Vergl. hierzu die Bemerkungen am Schluß des Abschnittes „Individualitätshypothese der Chromosomen“.

2) H. S. JENNINGS, The early development of *Asplanchna Herriekii* DE GUERNE. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. XXX, 1896, Fig. 16, 38, 48—52, 64 u. a.

3) A. GIARDINA, Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Intern. Monatssehr. Anat. u. Phys., Bd. XVIII, 1901.



### 3. Kapitel.

#### Die Autonomie der Kernhälften während der Furchung und Gastrulation.

Die Selbständigkeit oder, wie ich das Verhältnis in meiner früheren Mitteilung genannt habe, die Autonomie der Kernhälften, tritt im Ei von *Diaptomus denticornis* in mancher Hinsicht deutlicher, in anderer wieder weniger ausgeprägt als bei *Cyclops* hervor. Wie sich der Leser vielleicht erinnert, läßt sich bei der Furchung des Cyclopseies die Trennung der Kernhälften nicht bloß im Ruhestadium, sondern auch während der Teilung selbst und zwar namentlich im Knäuelstadium, im Dyaster und während der Rekonstitution der Tochterkerne beobachten. Die beiden letztgenannten Phasen liefern auch bei *Diaptomus* ganz analoge Bilder, wie aus Fig. 7 (Dyaster) und 8 (Telophasen) ohne weiteres zu ersehen ist. Freilich lassen nicht alle Teilungsfiguren, sondern immer nur ein Teil derselben den Doppelbau deutlich hervortreten, aber der Grund ist, wie schon RÜCKERT für *Cyclops strenuus* angegeben hat, nicht in einer bereits stattgefundenen „Vermengung“ der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen, sondern, namentlich in den späteren Furchungsstadien, in einer innigeren Aneinanderlagerung der Kernhälften, vielfach wohl auch in der verschiedenen Seitenansicht der Figuren zu suchen.

Einen Punkt möchte ich übrigens noch besonders hervorheben, der bei den bisher beschriebenen Objekten noch keine Erwähnung gefunden hat. Bei den in reiner Polansicht sich darbietenden Asten, z. B. des 4—8-Zellen-Stadiums (Fig. 28 und 29), tritt eine regelmäßige Anordnung der 32 Chromosomen in der Weise hervor, daß sich durch die kreisförmige Äquatorialplatte jeweils ein Durchmesser legen läßt, welcher die Chromosomen in zwei Gruppen zu je 16 trennt, ohne eines der Chromosomen zu schneiden. Es zieht sich längs diesem (auf den Figuren durch die gestrichelte Linie angedeuteten) Durchmesser gleichsam ein schmaler Spalt durch die Äquatorialplatte und die Zweiteiligkeit der letzteren tritt um so deutlicher hervor, als zu beiden Seiten dieses scheinbaren Spaltes die Chromosomen größtenteils der Länge nach ausgestreckt sind, während in den übrigen Teilen der Figur mehr die Winkel- und Hakenform der Elemente vorherrscht. Es darf wohl aus den Bildern der Schluß gezogen werden, daß irgend eine, bei der angewandten Konservierung unsichtbar bleibende

Trennungsvorrichtung vorhanden ist, durch welche auch im Asterstadium die Chromosomen in zwei Gruppen geschieden werden und da, wie die Figur 4 zeigt, in den betreffenden Furchungsstadien mindestens bis zur Metakinese die ganze citronenförmige Teilungsfigur von einer Kernmembran umschlossen ist, so ist wohl anzunehmen, daß jene Trennungsvorrichtung in einer unsichtbaren, membranartigen, die ganze Kernteilungsfigur durchsetzenden Scheidewand besteht.

Ich gehe jetzt zu demjenigen Gegenstande über, welcher in morphologischer Hinsicht den Angelpunkt der vorliegenden Untersuchung bildet, nämlich zu dem Verhalten der Kerne während des eigentlichen Ruhestadiums. Der Uebergang zu demselben erfolgt in den frühen Furchungsstadien von *Diaptomus* in der Weise, daß die an die Pole gerückten Chromosomen sich zunächst zu chromosomalen Teilbläschen oder, wie ich dieselben nennen will, zu **Idiomer**en<sup>1)</sup> umbilden (Fig. 1 u 3), in ähnlicher Weise, wie dies von RÜCKERT und mir für *Cyclops* und von anderen Autoren für eine Reihe verschiedener Objekte beschrieben worden ist<sup>2)</sup>.

Die Zahl dieser Idiomer

en entspricht übrigens auf keinem meiner *Diaptomus*-Präparate der vollen Normalzahl der Chromosomen (32), vielmehr finden offenbar schon während der Telophasen Verschmelzungen der Chromosomen und ihrer Abkömmlinge statt, so daß höchstens 8 solcher Teilbläschen zur Anschauung kommen. Dieselben sind, wie sowohl Seitenansicht (Fig. 1) als Polansicht (Fig. 7 und 24) erkennen lassen, annähernd in einer Ebene und zwar in Form eines Ringes oder Kranzes angeordnet, zeigen also nicht die für andere Objekte beschriebene maulbeerförmige Gruppierung.

Sehr rasch erfolgt nunmehr die Verschmelzung der Idiomer

en zu zwei gleich großen und dicht nebeneinander geschmiegt

en Bläschen, welche zweifellos der väterlichen und mütterlichen Kernhälfte entsprechen und für welche ich die Bezeichnung **Gonomer**en vorschlagen möchte (Fig. 5 rechts und Fig. 8 oben). Während nun die Idiomer

en sich als helle Bläschen darstellen, deren färbare Substanz in Form von größeren und kleineren Brocken der

1) Die nächstliegenden Bezeichnungen „Chromomer“ und „Karyomer“ haben bereits anderweitige Verwendung gefunden.

2) Ein Teil der älteren Angaben findet sich bei RÜCKERT (l. c. p. 348) citiert. Neuerdings haben namentlich SOBOTA (1897) bei *Amphioxus*, MEAD (1898) bei dem Annelid *Chaetopterus* und BOYER (1901) bei *Echinus* das Auftreten solcher Teilbläschen beschrieben.

Innenfläche der Bläschenwand angelagert ist (Fig. 1 u. a.), ist in den Gonomeren ein fadenförmiges Gerüstwerk zu erkennen, in welchem sich keine deutlichen nukleolären oder chromosomalen Differenzierungen unterscheiden lassen (Fig. 5 und 8).

Bei der Furchung des Cyclospices pflegt, wie wir gesehen haben, der Doppelbau oder die Gonomerie der Kerne während des Ruhestadiums zu persistieren. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei *Diaptomus* nur um eine kurz dauernde Uebergangsphase. Die beiden Gonomeren verschmelzen sehr rasch miteinander, und es kommt zur Bildung eines ungeteilten, zunächst ovoiden, später kugeligen oder kurz-ellipsoidischen Kernes, an welchem nur in sehr seltenen Fällen zwei zipfel- oder lappenförmige Fortsätze auf die ursprüngliche Zusammensetzung hinweisen.

Demnach würde also im eigentlichen Ruhestadium jede Andeutung eines Doppelbaues der Kerne verschwunden sein, wenn nicht die Nukleolarsubstanz in ihrem Auftreten eine auffällige Symmetrie zeigen würde. Wir finden nämlich speciell in den jüngeren Furchungsstadien folgendes: unmittelbar nachdem die Verschmelzung der Gonomeren stattgefunden und der Kern eine ovoide Gestalt angenommen hat, kommen an dem dem Spindelreste zunächst gelegenen Pole mit vollständiger Regelmäßigkeit zwei symmetrisch gelegene, anfänglich gleich große Nukleolen zur Abscheidung (Fig. 6a, 8a). Allmählich rücken dieselben ins Kern-Innere herein (Fig. 6b), sie legen sich aneinander (Fig. 6c) und können schließlich miteinander ganz verschmelzen. In älteren Furchungsstadien, z. B. im Stadium 32—62, habe ich ein etwas verschiedenes Verhalten gefunden: die Entstehungsweise der beiden Nukleolen ist hier die nämliche, wie in früheren Stadien (vergl. Fig. 8a), dagegen sieht man, wie in den sich allmählich abrundenden Kernen die ins Innere rückenden Nukleolen vorübergehend eine erhebliche Verschiedenheit in ihrer Größe zeigen (Fig. 9). Ehe aber ihre Verschmelzung zu einen großen Nucleolus erfolgt, gleicht sich diese Größenverschiedenheit wieder aus: wenigstens fand ich in einem und demselben Eisack in denjenigen Eiern, welche mit Rücksicht auf das Verhalten der Stammzelle als die jüngeren zu betrachten sind (Fig. 9), ungleiche, dagegen in den etwas älteren Eiern (Fig. 10) gleich große Nukleolen, bzw. einen einzigen großen, durch Verschmelzung der beiden ursprünglichen Nukleolen entstandenen Kernkörper.

Ich halte es für das Nächstliegende, diese vorübergehende Größenverschiedenheit der Nukleolen, der wir auch bei der

Gonadenbildung begegnen werden, auf ein ungleiches Wachstum der beiden Körper zurückzuführen, möchte es aber auch nicht für ausgeschlossen halten, daß die Größenverschiedenheit auf einer periodischen, beide Nukleolen betreffenden und vielleicht mit Vakuolenbildung zusammenhängenden Vergrößerung und Verkleinerung beruht, wie ich eine solche früher am Hauptnucleolus des Seeigel-Keimbläschens im Leben beobachtet habe.

In besonders schöner Weise zeigen die Stammzellen und ihre Schwesterzellen, sowie später die sekundären Ur genitalzellen in ihren Kernen das Nukleolenpaar (Fig. 7, 8, 9, 11, 12, 13), und das Nämliche ist der Fall bei den großen centralen Entodermzellen, welche später bei der Gastrulation als ein solider Pfropf in die Tiefe geschoben werden (Fig. 11 und 12 *E*). Im Gegensatz zu den früher besprochenen Kernen habe ich bei allen hier genannten Zellen niemals eine Ungleichheit der Nukleolen wahrgenommen, vielmehr fanden sich immer entweder zwei gleich große „primäre“ oder ein einziger, viel größerer „sekundärer“ Nucleolus. Daß auch hier der sekundäre Nucleolus durch Verschmelzung der primären seine Entstehung nimmt, dafür sprechen zahlreiche, in beinahe allen Zellgattungen und Entwicklungsstadien beobachtete Bilder, in welchen sich zwei dicht nebeneinander gelagerte Nukleolen oder ein einziger bisquitförmiger vorfand.

Es bleibt zu erwähnen übrig, daß sich nach erfolgter Gastrulation auch noch im Ektoderm (Fig. 11 und 12) regelmäßig entweder zwei kleinere oder ein größerer Nucleolus vorfanden, und wenn sich auch das relative Alter der einzelnen Kerne nicht immer so genau feststellen ließ, wie bei der Furchung, so darf doch wohl ohne weiteres angenommen werden, daß auch hier zunächst zwei primäre Nukleolen ihre Entstehung nehmen, durch deren Verschmelzung der große, sekundäre zustande kommt.

Was bedeutet nun das symmetrische Auftreten zweier Nukleolen in den jungen Furchungskernen?

Wenn wir es hier überall mit einem ausgesprochen ellipsoidischen Kernbau zu thun hätten und wenn die beiden Nukleolen etwa in der Nähe der Brennpunkte des Ellipsoids zur Ausbildung kämen, so könnte man vielleicht an einen einfachen Zusammenhang mit der Gestalt des Kerns, an geometrische oder Gleichgewichtsbeziehungen denken. Nun sehen wir aber (Fig. 6) die Nukleolen nebeneinander am spitzigen Pol eines eiförmigen Kernes ihre Entstehung nehmen, eine Anordnungsweise, für welche, wenig-



stens nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse, eine rein mechanische Erklärung nicht gegeben werden kann, und dasselbe gilt für das Auftreten zweier symmetrisch gelegener Nukleolen in kegelförmigen Kernen (z. B. Fig. 13, Urogenitalzellen).

Das Nächstliegende ist jedenfalls anzunehmen, daß die in dem Auftreten der Nukleolarsubstanz hervortretende Symmetrie mit der in den vorangehenden mitotischen Phasen bestehenden Symmetrie, d. h. mit der Selbständigkeit oder Autonomie der elterlichen Kernhälften im Zusammenhang steht, daß also in dem Vorhandensein zweier symmetrischer Nukleolen das Fortbestehen des Doppelbaues der Kerne zum Ausdruck kommt.

Einen absolut strengen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme vermag ich allerdings für *Diaptomus* selber nicht zu geben, da in denjenigen rasch vorübergehenden Phasen, in welchen der Kern eine deutliche Zusammensetzung aus zwei Gonomeren erkennen läßt (Fig. 5 u. a.), die Nukleolen noch nicht zum Vorschein kommen oder wenigstens nicht mit Sicherheit als solche von den Verdickungen des Kerngerüstes unterschieden werden können. Allein ich glaube, daß der hier angenommene Zusammenhang mit Rücksicht auf die gleich zu besprechenden Beobachtungen an anderen Formen nicht bezweifelt werden kann und daß wir also sagen dürfen, daß in den Embryonalkernen von *Diaptomus* die Autonomie der elterlichen Kernhälften nach Ablauf der Mitose in dem symmetrischen Auftreten zweier Nukleolen zum Ausdruck kommt, daß aber bei längerer Kernruhe diese Symmetrie dadurch wieder verwischt zu werden pflegt, daß die beiden primären Nukleolen zu einem großen sekundären Nucleolus verschmelzen.

Eine vollständige Ergänzung, durch welche der eben ausgesprochene Satz eine sichere Stütze gewinnt, erhalten nämlich die Befunde bei *Diaptomus* durch Beobachtungen an *Cyclops brevicornis* und durch Mitteilungen, welche CONKLIN über das Ei eines Gastropoden, *Crepidula plana*, gemacht hat. Ich muß auf diese Verhältnisse etwas genauer eingehen, da es darauf ankommt, gerade in diesem Punkte die empirische Grundlage so sicher und so unanfechtbar als nur irgend möglich zu gestalten.

Was zunächst *Cyclops* anbelangt, so habe ich schon früher, ohne diesem Verhalten eine weitere Beachtung zu schenken, in den späteren Furchungsstadien von *Cyclops brevicornis* Doppelkerne mit je einem Nucleolus in jeder Kernhälfte

gefunden und auf Abbildungen wiedergegeben<sup>1)</sup>. Hier kann kein Zweifel darüber bestehen, daß das Auftreten zweier symmetrischer Nukleolen mit dem Doppelbau der Kerne in ursächlichem Zusammenhang steht, daß wir es also gewissermaßen mit einem väterlichen und mütterlichen Nucleolus zu thun haben.

Im einzelnen verhält sich bei *Cyclops brevicornis* die Nukleolensubstanz bei der Rekonstitution und im Ruhezustand der Kerne folgendermaßen. In den früheren Furchungsstadien bis herauf zum 8-Zellenstadium (Textfig. A a und b) sieht man schon in jedem der maulbeerförmig gruppierten Idiomeren, je nach deren Größe, eine oder mehrere kleine Nukleolen auftreten (Textfig. A a rechts). Während die Idiomeren, deren Zahl auch bei *Cyclops* niemals der vollen Zahl der Chromosomen [12<sup>2</sup>] entspricht, unter starker Vergrößerung und Abblassung miteinander verschmelzen, nimmt die Zahl der Nukleolen und ihre Ungleichheit zu (Fig. A a links), und wenn sich schließlich ein Doppelkern gebildet hat, befindet sich in jedem Gonomer eine größere Anzahl von Nukleolen, von denen keiner durch Größe gegenüber den anderen besonders hervortritt (Textfig. A b).

Schon im 16-Zellenstadium (Textfig. A c) finden wir ein etwas abweichendes Verhalten. Noch während hier die Idiomeren zu den Gonomeren verschmelzen, nimmt in jeder der beiden, durch tiefe Einkerbungen voneinander getrennten Kernhälften einer der Nukleolen bedeutend an Größe zu und überwiegt nunmehr ganz erheblich gegenüber den übrigen, an verschiedenen Stellen des Kernraumes anschließenden nukleolären Tröpfchen. Häufig sieht man auch dicht neben den großen Nukleolen einen oder mehrere kleinere gelagert, was auf eine successive Verschmelzung der letzteren mit den großen Körpern schließen läßt. Jedenfalls kann aber so viel gesagt werden, daß sich bereits in diesem Stadium in der Anordnung der nukleolären Substanz eine ausgeprägte, dem Doppelbau der Kerne entsprechende und zweifellos mit diesem in einem ursächlichen Zusammenhang stehende Symmetrie bemerklich macht.

In noch späteren Furchungsstadien, etwa vom 64-Zellenstadium an (Textfig. A d), finden sich die bereits oben beschriebenen Bilder: in den fertigen Doppelkernen, deren Gonomeren mehr oder

1) Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, 1897, Fig. 16, 24, 26, 27. — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899, Fig. 136 f.

2) Bei *Cyclops brevicornis* finden sich in den Keimbahnelementen und in den Furchungskernen 12 bivalente Chromosomen.

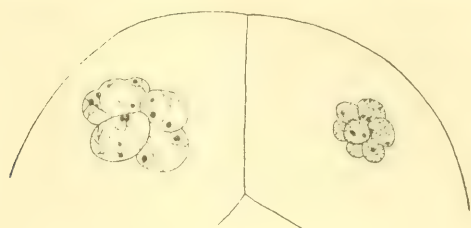


Fig. Aa

Fig. A, a—f.  
Furchungs-  
kerne von  
*Cyclops bre-*  
*vicornis*.

a Maulbeer-  
förmige  
Kerne des  
8-Zellen-  
stadiums.

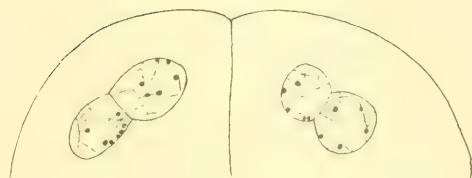


Fig. Ab

b Doppel-  
kerne des  
8-Zellen-  
stadiums.

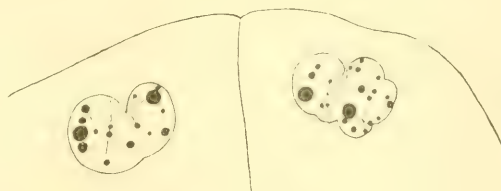


Fig. Ac

c Gonomerer  
Kernzustand  
im 16-Zellen-  
stadium.

d Gonomerer  
Kernzustand  
im 64-Zellen-  
stadium.

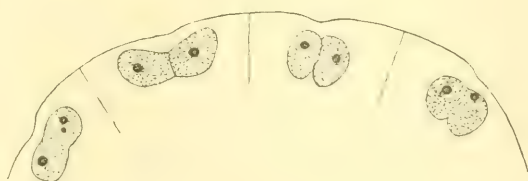


Fig. Ad

e Frühe  
Knäuel-  
phasen der  
gonomeren

Kerne. f Go-  
nomerer

Kernzustand  
in späteren  
Furchungs-  
stadien.

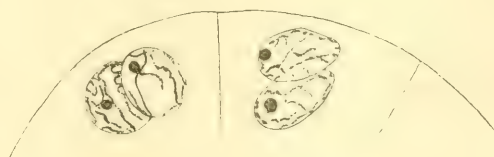


Fig. Ae

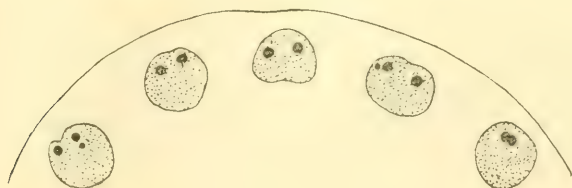


Fig. Af

weniger deutlich durch eine Scheidewand getrennt sind, zeigt jede Kernhälfte einen großen Nucleolus, welchem nur selten (Textfig. Ad links) noch ein kleinerer, gewissermaßen verspäteter zugesellt ist. Noch beim Uebergang zur Knäuelbildung, einer Phase, welche den Doppelbau ganz besonders deutlich erkennen läßt (Textfig. Ae), zeigt jedes Gonomer einen einzigen Nucleolus.

Neben den Eisäcken, welche die eben beschriebenen Bilder (Textfig. Ad und e) aufweisen, finden sich nun auch solche (Textfig. Af), in welchen die Kerne weder durch das Vorhandensein von Scheidewänden noch durch den Besitz von Einkerbungen die Gonomerie hervortreten lassen, dagegen durchweg zwei gleich große Nukleolen beherbergen, also Bilder, welche den bei *Diaptomus* beobachteten (Fig. 10 u. a.) vollkommen entsprechen.

Dieses Nebeneinandervorkommen der beiden Bilder läßt es als unzweifelhaft erscheinen, daß bei *Cyclops* auch im zweiten Falle das regelmäßige Auftreten von zwei Nukleolen auf einen fortbestehenden autonomen Zustand der beiden Kernhälften zurückzuführen ist, wenn auch ein solcher bei unseren jetzigen Hilfsmitteln sich in keiner anderen Weise zu erkennen giebt. Diese zunächst für *Cyclops* gezogene Folgerung ist aber, wie ich glaube, ohne weiteres auf *Diaptomus* übertragbar.

Ähnlich wie die Kerne der späteren Furchungsstadien von *Cyclops* verhalten sich nach den Untersuchungen von CONKLIN<sup>1)</sup> die Furchungskerne von *Crepidula*. Was diese Beobachtungen für mich besonders wertvoll macht, das ist ihre bis in kleinste Einzelheiten gehende Uebereinstimmung mit den Befunden bei *Diaptomus*.

Aus der Verschmelzung der Idiomeren gehen bei *Crepidula* Doppelkerne hervor, deren eng aneinander gedrückte Kernhälften zunächst noch durch eine Scheidewand voneinander getrennt sind. Diese Scheidewand, welche allmählich verschwindet, erhält sich am längsten an der centrosomalen Seite des Kernes und zwar in Gestalt einer in den Kern einschneidenden Furche (Textfig. Ba). In einzelnen Zellen läßt sich diese Furche während des größten Teils der Ruhestadiums verfolgen, in anderen verschwindet sie

1) CONKLIN, E. G., The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*. Biol. Bull., V. 2, Boston 1901. Die hier beigegebenen Skizzen (Textfig. Ba und Bb) sind einer anderen Schrift CONKLIN's entnommen: Protoplasmic movement as a factor of differentiation. Biol. Lect. Marine Biol. Labor. (1898). Boston 1899.



früher, kann aber in den Prophasen des folgenden Teilungsschrittes wieder erscheinen. Der hier beschriebene Doppelbau der Kerne läßt sich bis zum 19-Zellenstadium in den Telophasen aller Furchungskerne und weiterhin bis zum 60-Zellenstadium wenigstens in einigen Kernen verfolgen.

Fig. Ba.

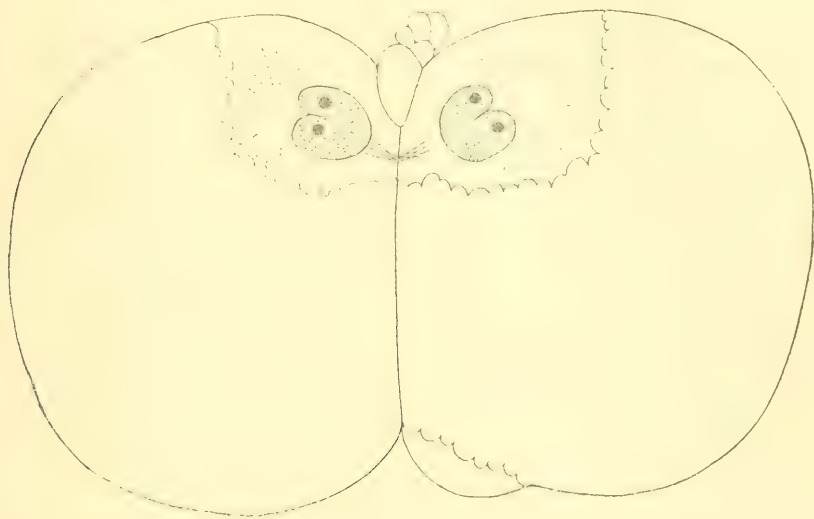


Fig. Bb.

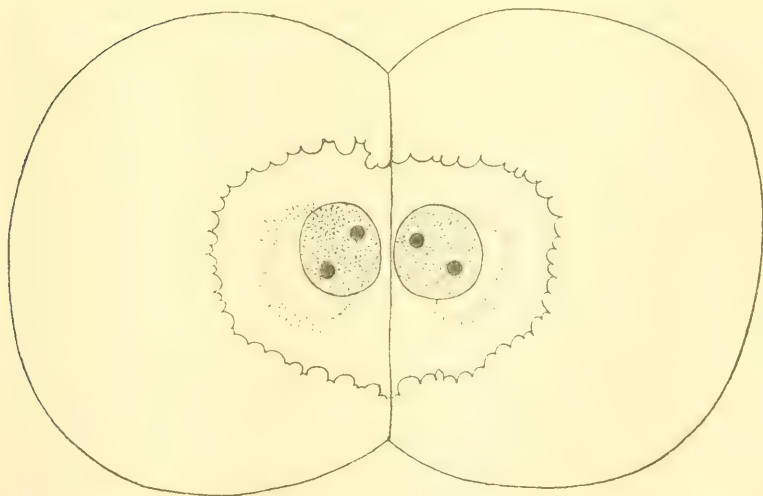


Fig. B, a—b. Zweizellenstadium von *Crepidula*. a Frühere Phase in Seitenansicht. b Spätere Phase in Polansicht (nach CONKLIN).

Was nun das Verhalten der Nukleolen anbelangt, so findet sich gewöhnlich auf jeder Seite der Scheidewand ein einziger kleiner Nucleolus (Textfig. Ba). Diese beiden Nucleoli persistieren noch lange nach dem Schwund der Scheidewand, häufig sogar während der ganzen Ruhephase (Textfig. Bb). Bei den meisten, wenn nicht bei allen Teilungen der früheren Furchungsstadien finden sich in den Telophasen zwei, und nur zwei Nukleolen. Wenn jedoch die Teilung von einer sehr langen Ruheperiode gefolgt ist, kann ihre Zahl auf mehr als zwei anwachsen oder aber sie können alle miteinander zu einem ausnehmend großen (enormously large) verschmelzen.

Wenn nun auch bei *Crepidula* die Autonomie der elterlichen Kernhälften während der Teilung selber nicht wahrnehmbar ist, so dürfen wir doch sicherlich mit CONKLIN annehmen, daß der in den Telophasen immer wieder auftretende Doppelbau der Kerne und das symmetrische Auftreten der Nukleolarsubstanz mit einer Fortdauer der Selbständigkeit der Kernhälften in Zusammenhang zu bringen ist. Auf die Befunde bei *Diaptomus* speciell werfen die Angaben CONKLIN's deshalb ein Licht, weil bei *Crepidula* die beiden Nukleolen auch nach dem Unsichtbarwerden des Doppelbaues persistieren und weil sie, wie bei *Diaptomus*, unter Umständen miteinander zu einem großen sekundären Nukleolus verschmelzen.

Bei *Crepidula* lassen sich also, wie bei *Cyclops brevicornis*, im ganzen drei Phasen der Nukleolenbildung (Auftreten je eines primären Nucleolus in den getrennten Gonomenen, Persistieren im scheinbar einheitlichen Kernraum, Verschmelzung zu einem großen sekundären Nucleolus) verfolgen, während bei *Diaptomus* die erste und zweite Phase gewissermaßen zusammenfällt, indem hier die primären Nukleolen symmetrisch in dem scheinbar einheitlichen Kernraum ihre Entstehung nehmen. Ich habe bereits in der vorläufigen Mitteilung diese Verschiedenheiten in einer Reihe dargestellt und will dieselbe hier in teilweise veränderter Ausdrucksweise wiederholen:

I. *Cyclops*, jüngste Furchungsstadien: In den Idiomeren treten noch vor ihrer Vereinigung zu den Gonomenen zahlreiche kleine Nukleolen auf (Textfig. A a—b).

II. *Cyclops*, mittlere Furchungsstadien: In den Idiomeren treten zahlreiche kleine Nukleolen auf. Nach der Bildung des gonomeren Kernzustandes beginnt in jeden Gonomer ein

Nucleolus an Größe bedeutend zu überwiegen. Diesem schließen sich mehr und mehr die früher und teilweise wohl auch die später gebildeten („adventiven“) Nukleolen an (Textfig. A c).

III. *Cyclops*, spätere Furchungsstadien und *Crepidula*: Erst nach dem Eintreten des gonomeren Kernzustandes erfolgt die Bildung der Nukleolarsubstanz und zwar von vornherein in Form je eines primären Nucleolus in jeder Kernhälfte (Textfig. A, d—e; B, a—b). Es können noch nachträglich gebildete, „adventive“ Nukleolen hinzukommen, oder es kann eine Verschmelzung der beiden primären zu einem sekundären erfolgen.

IV. *Diaptomus*: Erst nach Verschmelzung der Gonomeren zu einem einheitlichen Kerne treten die beiden primären Nukleolen hervor. Kein Hinzutreten adventiver Nukleolen, jedoch vielfach Verschmelzung der primären zu einem großen sekundären Nucleolus (Fig. 8—10).

Es kann nicht entgehen, daß sich in dieser Reihe die Symmetrie im Auftreten der Nukleolarsubstanz von Stufe zu Stufe schärfer geltend macht, so daß schließlich bei *Diaptomus* diese Symmetrie noch hervortritt, trotzdem schon bei der Entstehung der Nukleolen von einem Doppelbau der Kerne nichts mehr zu erkennen ist.

Jedenfalls dürfte aber im Hinblick auf diese Zusammenstellung der Befunde bei *Diaptomus*, *Cyclops* und *Crepidula* kaum bezweifelt werden können, daß auch bei *Diaptomus* das regelmäßige Auftreten zweier Nukleolen im Kernruhe stadium bedingt ist durch den Fortbestand der Autonomie der elterlichen Kernhälften.

#### 4. Kapitel.

##### **Die Autonomie der Kernhälften bis zur Bildung der Keimmutterzellen.**

Nachdem wir bei *Diaptomus* die Autonomie der elterlichen Kernhälften bis zu dem Punkte verfolgt haben, bis zu welchem die Untersuchung schon bei *Cyclops* gelangt war, nämlich bis zur Bildung der beiden sekundären Urgeschlechtszellen, handelt es sich um die Beantwortung der ersten der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen, ob eine Weiterverfolgung bis zur Bildung der Fortpflanzungszellen möglich ist, ob also eine Kontinuität der Auto-

nomie von den Großeltern bis zur Enkelgeneration nachweisbar ist.

Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, daß schon während der Furchung und Gastrulation gerade die Zellen der Keimbahn die Symmetrie der Nukleolarsubstanz und damit also auch den Doppelbau der Kerne in besonders typischer Weise erkennen lassen. So zeigt im Stadium 32—62 (Fig. 7 und 8) die (rosa gehaltene) Stammzelle das Nukleolenpaar in charakteristischer Weise und auch in den Prophasen der folgenden Teilung (Fig. 9) ist noch keine Verschmelzung der Nukleolen eingetreten.

Auch die neue, als primäre Urogenitalzelle zu bezeichnende Stammzelle (Fig. 11) zeigt das nämliche Verhalten, und, nachdem sich die (auf meinen Diaptomus-Präparaten leider nicht vorhandene) letzte Teilung vollzogen hat, bringen auch die Kerne der beiden sekundären (definitiven) Urogenitalzellen (Fig. 12 und 13) die Symmetrie der Nukleolen in ausgeprägter Weise zur Ansicht. Später verschwindet freilich diese letzte Spur des Doppelbaus der Kerne und nachdem die beiden Urogenitalzellen zusammen mit dem Pfropf der Entodermzellen in die Tiefe gedrängt worden sind (Fig. 13), sieht man in dem darauffolgenden Dauerstadium (Fig. 14), beziehungsweise in der gleichaltrigen Phase der Subitaneier in den Kernen nur noch einen großen, durch Verschmelzung entstandenen Nucleolus.

Nach dem, was bisher über das Verhalten der Nukleolarsubstanz mitgeteilt worden ist, kann es nicht Wunder nehmen, wenn in den Urogenitalzellen während der ganzen folgenden Ruheperiode, welche erst im Larvenstadium mit drei Schwimmfußpaaren ihr Ende nimmt, sich stets nur je ein großer Nucleolus vorfindet (Fig. 16) und wenn erst bei der folgenden, die Gonadenbildung einleitenden Teilung die Symmetrie der Nukleolarsubstanz wieder zum Vorschein kommt. Denn wenn schon in den kurzen Kernruhestadien der Furchungsperiode jene Verschmelzung mehr und mehr zur Regel wird, so ist von vornherein zu erwarten, daß auch in den Kernen der Urogenitalzellen dieser Fall eintritt und daß der so geschaffene Zustand während der langen Ruhezeit, in welcher die Aktivität der Kerne jedenfalls auf ein Minimum herabgesetzt ist, keine Änderung erleidet. Wenn also auch während einer ziemlich langen (bei den Dauereiern vielleicht durch Monate sich hinziehenden) Ruhezeit die Spuren des Doppelbaues der Kerne vollkommen verwischt bleiben, so wird uns diese Thatsache nicht davon abhalten können, die später bei der Gonadenbildung



auftretenden Bilder mit den bei der Furchung beobachteten in Zusammenhang zu bringen und gleiche Erscheinungen auf gleiche Ursachen zurückzuführen.

In den jungen *Diaptomus*-Larven liegt, wie die Fig. 15 zeigt, die Gonadenanlage (*g*) zwischen Herz (*h*) und Verdauungstractus (*m*) und zwar an der Stelle, wo der magenartig erweiterte Abschnitt des letzteren in den dünnen Mitteldarm übergeht. Hier sieht man bei Larven mit 2 Schwimmfußpaaren die 2 sekundären Urogenitalzellen symmetrisch neben einander gelagert und zwar in ähnlicher Weise gegeneinander gepreßt, wie die Blastomeren eines Eies im Zweizellenstadium (vergl. das Querschnittsbild Fig. 16). Ihrer Außenfläche sitzen einzelne peritoneale, linsenförmig gestaltete Zellen auf und im Zellkörper finden sich, der Kernmembran angelagert, Brocken einer anscheinend amorphen Substanz, welche sich sowohl bei Hämatoxylin- als bei Saffraninfärbung schwächer als die Nukleolarsubstanz tingiert. Die großen Kerne enthalten ein blasses Kernfadenwerk, welches mir schon in diesem Stadium den Eindruck eines lockeren Knäuels machte, und je einen großen, unregelmäßig gelagerten Nucleolus.

Wie schon erwähnt, macht sich der Beginn der Gonadenbildung im Stadium mit drei Schwimmfußpaaren (Fig. 15) bemerklich. Ganz regelmäßig teilt sich zunächst nur die eine der beiden Zellen, so daß ein sehr charakteristisches Dreizellenstadium hervorgeht. So zeigt Fig. 17 auf 2 benachbarten Schnitten die eine Zelle noch in Ruhe, die andere im Beginn der Teilung, in Fig. 15, sowie in Fig. 18, welch' letztere 2 hintereinander gelegene Querschnitte durch die Gonadenanlage darstellt, sind bereits 3 Zellen zu sehen und in Fig. 19 (Dorsalansicht) macht die eine der beiden neugebildeten Zellen schon wieder Anstalt, sich aufs Neue zu teilen. Während der Teilung der einen Zelle findet eine Verlagerung der Elemente der Gonadenanlage statt in der Weise, daß sich entweder beide neue Tochterzellen (Fig. 15) oder wenigstens eine derselben (Querschnitte Fig. 18 und Frontalschnitt Fig. 19) vor die ungeteilte Zelle setzen. In zellteilungsgeschichtlicher Hinsicht ist zu bemerken, daß bei der Teilung wieder die von der Furchung her bekannte Chromosomenzahl (32) zum Vorschein kommt (Fig. 17b), daß in den neugebildeten Tochterzellen die Masse der färbbaren, extranukleären Abscheidungen entschieden größer ist, als in den schon längere Zeit im Ruhezustand befindlichen Zellen (Fig. 18a und b) und vor allem, daß in den jungen, eben rekonstituierten, gewöhnlich kugeligen Tochterkernen aber-

mals zwei gleich große und symmetrisch gelagerte Nukleolen auftreten (Fig. 18a und b). Bei der vollkommenen Uebereinstimmung, welche die betreffenden Bilder mit den bei der Furchung beobachteten zeigen (vergl. z. B. Fig. 18 mit Fig. 7 ff.), scheint mir jeder Zweifel darüber auszuschließen sein, daß auch hier das gleichzeitige, symmetrische Auftreten der beiden Nukleolen in den neugebildeten, kugeligen Tochterkernen auf einen Fortbestand des Doppelbaues der Kerne zurückzuführen ist.

Auch die folgenden Stadien zeigen mit Regelmäßigkeit die nämliche Erscheinung: junge Kerne enthalten 2 kleinere Nucleolen, ältere, schon längere Zeit in Ruhezustand befindliche einen einzigen großen Kernkörper. In besonders drastischer Weise kommt dieses Verhältnis natürlich dann zum Vorschein, wenn zufälliger Weise keiner der Kerne durch das Messer getroffen ist. So sieht man z. B. in Fig. 20, welche 2 Querschnitte durch die noch undifferenzierte, 12-zellige Gonadenanlage einer Larve mit 3 Schwimmfußpaaren darstellt, deutlich den Gegensatz zwischen den beiden Kernformen hervortreten: einerseits ältere, größere Kerne mit blassem Fadenwerk und einem einzigen, großen Nucleolus, andererseits jüngere, kleinere Kerne mit dichteren, knäuelig oder schleifenförmig sich darstellenden Kernfäden und paarigen Nukleolen.

Dieselben Erscheinungen kehren auch nach erfolgter geschlechtlicher Differenzierung wieder. Wie ich an anderer Stelle<sup>1)</sup> näher ausgeführt habe, fällt bei *Diaptomus* die histologische Differenzierung der Hoden und Ovarien und die Ausbildung der Geschlechtswege zeitlich zusammen mit dem Hervorwachsen der Genitalfüße und der Entfaltung der übrigen sekundären Geschlechtscharaktere. Während also in den Stadien mit 3 und 4 Schwimmfußpaaren die Gonadenanlage wenigstens für unser Auge noch indifferent erscheint, machen sich gleich zu Beginn des „Differenzierungsstadiums“ Verschiedenheiten bemerklich: die männliche Gonade charakterisiert sich durch die größere Zahl und die gleichmäßigere Beschaffenheit der Keimzellen (Fig. 22), die weibliche durch das frühzeitige Auftreten typischer Keimbläschen (Fig. 25 und 26, kb). Einen sicheren Anhaltspunkt zur Unterscheidung der Geschlechter bietet auf Schnittpräparaten auch die einseitige, bezw. paarige Anordnung und der Bau der Geschlechtswege. Während der unpaare Samenleiter in

1) Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees, S. 24.

diesen früheren Stadien mit einem zunächst kolbenförmigen (Fig. 21a), später bläschen- oder trichterförmig erweiterten (Fig. 22) Anfangsteil am Vorderende des Hodens beginnt und sich als ein gestreckter Zellenstrang von gleichmäßigem Kaliber nach hinten zieht, sind die beiden Eileiter schon bei ganz jungen Weibchen mit einigen Eimutterzellen gefüllt und zeigen dementsprechende Ausbuchtungen und Einschnürungen.

Die geschilderten, in mehrfacher Hinsicht instruktiven „Differenzierungsstadien“ finden sich bei den beiden *Diaptomus*-Arten des Titisees in den Sommermonaten Juli bis August. Während sich aber bei *Diaptomus denticornis* die Entwicklung zum geschlechtsreifen Tier sehr rasch vollzieht und bis Anfang August vollendet ist, tritt wenigstens bei den männlichen Individuen von *D. laciniatus* etwa um die gleiche Zeit, nämlich von Ende Juli an, eine Entwicklungspause ein, welche während des ganzen Herbstes anhält und erst im Januar von der mit lebhafter Zellvermehrung verbundenen Ausreifung der Gonaden unterbrochen wird.

Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse sollen, zunächst von *Diaptomus laciniatus*, einige Stadien der späteren Gonadenentwicklung in Bezug auf das Verhalten der Kerne beschrieben werden.

Die Fig. 21 zeigt 3 Querschnitte durch eine ganz junge Hodenanlage. In 2 älteren, blässeren Kernen (Fig. 21b) ist ein großer Nucleolus zu erkennen, in den übrigen, jüngeren Kernen treten 2 kleinere auf und zwar zeigen diese letzteren auf den hier wiedergegebenen Bildern eine allerdings nicht sehr erhebliche Größendifferenz, in ähnlicher Weise, wie wir eine solche in gewissen Furchungsstadien beobachtet haben (Fig. 9). Ob es sich dabei um ein ungleiches Wachstum der beiden gleichzeitig gebildeten Nukleolen handelt oder ob die Bilder so zu erklären sind, daß sich die einzelnen Nukleolen periodisch vergrößern und verkleinern, das möchte ich auch hier dahingestellt sein lassen. Bemerkenswert ist im Uebrigen, daß bereits hier wieder zu der Duplicität der Nukleolen weitere Spuren des Doppelbaues der jungen Kerne hinzukommen, wie denn überhaupt bei fortschreitender Gonadenentwicklung, offenbar im Zusammenhang mit dem Größerwerden der Elemente, auch die Zeichen des Doppelbaues wieder zunehmen. So zeigen auf den vorliegenden Bildern mehrere der jüngeren Kerne (Fig. 21c) eine unverkennbare Biskuitform und erinnern dadurch an gewisse, bei der Furchung des Cyclops-Eies auftretende Kerntypen (Textfig. A, d u. f). Daß in dieser be-



sonderen Gestalt der Kerne wirklich eine Andeutung ihres Doppelbaues zu sehen ist, wird auch dadurch wahrscheinlich gemacht, daß die beiden Nukleolen in ausgeprägter Weise auf die beiden Hälften des Biskuits verteilt zu sein pflegen.

Ein etwas älteres Stadium der Hodenentwicklung zeigt der in Fig. 22 abgebildete Frontalschnitt. Da hier nahezu derjenige Entwicklungsgrad erreicht ist, auf welchem die Hoden während des Herbstes und eines Teils des Winters stehen bleiben und die Zellenvermehrung demnach eine sehr langsame wird, so kann es nicht Wunder nehmen, wenn (auch auf den übrigen, nicht abgebildeten Schnitten) die Zahl der mit nur einem Nucleolus ausgestatteten Kerne eine etwas größere, als in den vorhergehenden Stadien ist.

Untersucht man dann weiterhin die Laciniatus-Männchen während der Entwicklungspause selber, also z. B. im Anfang Oktober, so findet man fast ausschließlich Kerne mit einem Nucleolus, und umgekehrt wird, sobald im Anfang des Januar, noch unter der Eisdecke, die Ausreifung der Hoden und die Bildung der Spermatozoen ihren Anfang nimmt, das Vorkommen von zwei gleich großen Nukleolen in den rasch sich vermehrenden Ursamenzellen zur allgemeinen Regel.

Ich will, um die Zahl der Bilder nicht zu sehr zu vermehren, darauf verzichten, für jedes einzelne Stadium Belege zu bringen. Ich beschränke mich hier darauf, von einem anderen Centropagiden, von *Heterocope saliens*, ein Bild vorzuführen, welches in besonders instruktiver Weise die auch bei *Diaptomus* gefundenen Verhältnisse zusammenfaßt. Ich glaube sagen zu dürfen, daß die im Beginn der Fortpflanzung stehenden *Heterocope*-Männchen, wie sie im Titisee hauptsächlich im Juni erbeutet werden, nur hinter wenigen anderen Objekten zurückstehen dürften, was den einfachen und übersichtlichen Bau der Hoden, die geradezu schematische Aufeinanderfolge der Stadien und die Größe und Schönheit der Kernteilungsbilder anbelangt. Ich verweise auf das in Fig. 23 wiedergegebene Bild, welches nur insofern dem betreffenden Präparate nicht ganz entspricht, als die „Synapsis“-Zone (*syn*) etwas verkürzt worden ist.

In der Keimzone (*kz*) sind die Ursamenzellen in lebhafter Teilung begriffen. Man sieht zwischen den ruhenden Kernen Teilungsfiguren aller Phasen eingesprengt. Im Knäuelstadium läßt sich sehr häufig eine Zusammensetzung des Knäuels aus zwei gleich großen Portionen beobachten: diese Doppelknäuel (*dk*) er-



innern ungemein an manche Phasen der Urogenitalzellen von Cyclops und es dürften die Bilder wohl so zu erklären sein, daß in den beiden Hälften des durch eine unsichtbare Scheidewand gekammerten Kernes jede Knäuelhälfte für sich durch die Wirkung der Reagenzien kontrahiert worden ist. Im Anfangsteil des Hodens zeigen manche ruhende Kerne eine ausgeprägte Biskuit- oder Nierenform, was nach früheren Erfahrungen gleichfalls als eine Andeutung des Doppelbaues zu betrachten ist. Besonders instruktiv ist aber bei diesen in lebhaftester Teilung befindlichen Kernen der fast allgemeine Besitz von zwei gleich großen Nukleolen. Nur ganz wenige Zellen gönnen sich nämlich zwischen den Teilungen so viel Ruhe, daß schon während des Kerngerüststadiums eine Verschmelzung der beiden primären Nukleolen stattfindet (Fig. 23, Mitte). In der Regel findet diese Verschmelzung erst bei der Vorbereitung zur folgenden Teilung statt, weshalb man im Stadium der „Diakinese“ vielfach einen einzigen biskuitförmigen oder bereits kugeligen Nucleolus beobachtet (Fig. 23, Spitze des Hodens).

Die paarige Anordnung der Nukleolarsubstanz ist auch dann noch die Regel, wenn in den Ursamenzellen der letzten Generation, d. h. in den jungen Samenmutterzellen, die Chromatinsubstanz die Knäuelbildung wieder aufnimmt und in den als „Synapsis“ bekannten Kontraktionszustand eintritt. Noch während dieser Phase geht indessen allgemein die Verschmelzung der beiden primären Nukleolen vor sich (Fig. 29 *syn*) und, wenn der Knäuel sich wieder lockert und die für die Keimmutterzellen gleichfalls charakteristische „Diakinese“ (d. h. die lockere Verteilung der längsgespaltenen, zunächst faden-, später stäbchenförmigen Elemente im Kernraum) eintritt, ist allgemein zwischen den Fadensegmenten nur ein einziger größerer Nucleolus wahrzunehmen (Fig. 29 *diak*).

Wir haben also gesehen, daß bei den männlichen Centropagiden die Spuren des Doppelbaues, also der Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften, mindestens noch in den jungen Samenmutterzellen wahrzunehmen sind. Die Zweiteiligkeit der Knäuelfiguren, die vielfach biskuitartige oder zweilappige Form der ruhenden Kerne, vor allem aber die regelmäßige Bildung zweier primärer Nukleolen in den jungen Tochterkernen, also lauter Erscheinungen, welche während der Furchung und in den früheren Stadien der Gonadenbildung als Anzeichen des Doppelbaues anerkannt werden mußten, treten, wie gezeigt wurde, mit wieder

zunehmender Deutlichkeit auch noch im Hoden der jungen Männchen auf und lassen nur die eine Deutung zu, daß mindestens bis zur Bildung der jungen Samenmutterzellen der Doppelbau der Kerne durch die Teilungen hindurch von Zellgeneration zu Zellgeneration übertragen wird.

Etwas anders verhalten sich die Hoden älterer, mitten in der Fortpflanzungsthätigkeit stehender Männchen. Hier sind die verschiedenen genannten Erscheinungen, insbesondere die Bildung zweier primärer Nukleolen, weniger regelmäßig zu beobachten und es hängt dies zweifellos damit zusammen, daß hier die Vermehrung der Ursamenzellen in einem viel langsameren Tempo vor sich geht, so daß natürlich die Zahl der in Teilung begriffenen, bezw. eben in den Ruhezustand eingetretenen Kerne bedeutend zurücktritt gegenüber der Zahl der schon längere Zeit in Ruhe befindlichen und daher mit einem einzigen sekundären Nucleolus ausgestatteten Elemente.

Ganz das nämliche, was für die Samenbildung der älteren Männchen gilt, ist naturgemäß bei der ebenfalls mehr kontinuierlich erfolgenden Eibildung zu beobachten. Allerdings gelangen speciell bei *Diaptomus* die Eier schubweise zur Reife und zur Ablage, aber die ersten Vorgänge im Ovarium, speziell die Teilungen der Ureizellen, finden doch nicht so simultan statt, wie die Teilungsprozesse in den jungen Hoden, und überdies bedingt schon die wesentlich geringere Zahl der Elemente, daß neugebildete Tochterkerne verhältnismäßig seltener zur Anschauung kommen. Trotzdem habe ich speziell bei jungen, im Sommer gefangenen *Laciniatus*-Weibchen eine ganze Reihe von Bildern gefunden, welche ebenfalls das Auftreten zweier primärer Nukleolen in den jungen Tochterkernen und ihre Verschmelzung in den älteren Phasen in typischer Weise hervortreten ließen. Die Figg. 25 und 26 geben z. B. Schnitte durch ganz junge Ovarien wieder, in welchen nicht nur in den jungen Ureizellen (Fig. 25 unten), sondern zum Teil noch in den Keimbläschen (Fig. 26 rechts oben) die betreffenden Verhältnisse wahrgenommen werden können.

Im Hinblick auf diese Bilder unterliegt es für mich keinem Zweifel, daß auch bei der Eibildung der Doppelbau der Kerne mindestens bis zu den jungen Eimutterzellen forterhalten wird, und daß der Umstand, daß bei älteren Weibchen die Spuren dieses Doppelbaues zurücktreten, mit dem langsameren Tempo der Teilungsprozesse zusammenhängt.

## 5. Kapitel.

**Das Verhalten der elterlichen Kernbestandteile während der Reifungsteilungen.**

Nachdem der Doppelbau der Kerne in beiden Geschlechtern bis zu den Keimmutterzellen verfolgt worden war, mußte versucht werden, das Schicksal der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Reifungsteilungen festzustellen.

Es ist dabei von vornherein an drei Möglichkeiten zu denken. Entweder — und auf diese Möglichkeit weisen einige von botanischer Seite ausgeführte Bastardierungsversuche hin — findet im Verlauf der Keimzellenreifung eine vollkommene Trennung der elterlichen Kernhälften statt, so daß die reife Fortpflanzungszelle entweder nur väterliche oder nur mütterliche Kernbestandteile enthält, oder es erfolgt eine gleichmäßige oder aber eine ungleichmäßige Mischung der Kernbestandteile.

Ich habe mich bemüht, ohne jede Voreingenommenheit meine Präparate auf diesen Punkt hin zu prüfen, und ich bin wenigstens in einem Fall zu Ergebnissen gelangt, welche einen Schritt zur weiteren Klärung des Gegenstandes ausmachen dürften.

Es sollen auch hier zunächst die Verhältnisse im männlichen Geschlecht besprochen werden und zwar unter Bezugnahme auf die Bilder, welche sich bei jüngeren Heterocopen vorfinden. Man findet hier hinter der Zone der Reifungsteilungen (Fig. 23 *rz*) eine Anzahl jugendlicher Samenzellen (Fig. 23 *sp*), deren Zellplasma bei Osmium-Safraninbehandlung bereits den dunkleren Ton der fertigen Samenzellen (*sp'*) aufweist, bei denen jedoch die Kerne noch nicht gleichmäßig tingiert erscheinen und daher noch einen Einblick in ihre Struktur gewähren. In Fig. 24a und b sind sämtliche Samenzellen dieses Stadiums, welche sich in einem jungen Hoden auf 2 aufeinanderfolgenden Schnitten vorfanden, abgebildet (*sp*), in der oberen Reihe der Fig. 24a findet sich außerdem eine Anzahl beinahe reifer Samenzellen (*sp'*). Wie die Figur zeigt, weisen die ganz jungen, aus der zweiten Reifungsteilung hervorgegangenen Samenzellen außer dem fädigen Kerngerüst eine Anzahl gewöhnlich verschieden großer Nukleolen auf. Man kann sich nun dem Eindruck nicht entziehen, daß auch hier eine gewisse Tendenz der Nukleolarsubstanz zur Ansammlung an zwei Punkten des Kernraumes besteht. Wenigstens lassen sich die sämtlichen verschiedenen Bilder, welche diese schmale Uebergangszone des

Hodens lieferte, sehr gut von der Annahme aus verstehen, daß die kleineren, an verschiedenen Punkten des Kernraumes anschließenden Nukleolen sich nacheinander an zwei den beiden Kernhälften entsprechenden Herden sammeln und hier zu je einem größeren Kernkörper verschmelzen, etwa in der Art, wie wir es in früheren Furchungsstadien von *Cyclops* gefunden haben (p. 317, Textfig. Ac).

In etwas älteren Samenzellen (Fig. 24a *sp'*) sieht man in dem kleiner werdenden Kernraum vielfach zwei dicht nebeneinander gelagerte gleich große Nukleolen, die dann schließlich zu einem einzigen, den Kernraum nahezu ausfüllenden Kernkörper verschmelzen. Allerdings treten in diesen etwas älteren Elementen auch Unregelmäßigkeiten verschiedener Art auf: so können sich, wie Fig. 24a zeigt, in dem sich verkleinernden Kernraum zwei größere und ein kleinerer oder aber ein größerer und zwei kleinere Kernkörper vorfinden. Indessen würden, wie ich nicht näher ausführen will, solche Vorkommnisse sehr leicht durch die ungleicherzeitige Bildung der beiden primären Nukleolen, durch das Hinzutreten verspäteter oder adventiver Nukleolen u. s. w. erklärt werden können, so daß dadurch der Gesamteindruck, den die ganz jungen Samenzellen (*sp*) darbieten, nicht weiter alteriert wird.

Ich will zum Verständnis der Fig. 23 nur noch hinzufügen, daß in den älteren Samenzellen, nachdem der Kernraum durch einen einzigen, durch Verschmelzung entstandenen Kernkörper vollständig ausgefüllt ist, auch in dem Zellplasma kleinere Körper von gleichem Färbungsvermögen auftauchen. Die reife Samenzelle von *Heterocope* stellt sich also bei Osmium-Saffraninbehandlung als eine rundliche, rötlichgrau gefärbte Zelle dar, welche im Innern des Kernes einen lebhaft rot gefärbten, kugeligen, als sekundären Nucleolus zu deutenden Substanztropfen und im Umkreis desselben einen Kranz kleinerer, ebenso gefärbter, im Zellplasma gelegener Kügelchen enthält.

Es wurde gesagt, daß in den ganz jungen, aus der zweiten Reifungsteilung hervorgegangenen Samenzellen sich eine ähnliche symmetrische Anordnung der Nukleolarsubstanz verfolgen läßt, wie bei der Furchung und Gonadenbildung. Ob nun wirklich darin eine Andeutung des Doppelbaues der Kerne zu sehen ist, möchte ich deswegen mit weniger Sicherheit behaupten, weil die Nukleolen wegen ihrer größeren Zahl doch nicht ganz genau die nämlichen Verhältnisse darbieten, wie in den früheren Stadien der Keimbahn, und vor allem deswegen, weil bei *Heterocope* und *Diaptomus*



die Reifungsteilungen selber wegen der verhältnismäßig großen Zahl und der Kleinheit der Chromatinelemente keine Anhaltspunkte zu einer solchen Deutung gewähren.

Zu bestimmteren und in der Hauptsache abweichenden Resultaten bin ich nun bei der Eibildung gelangt. Auch hier haben mir allerdings weder Diaptomus noch Heterocope ein brauchbares Material geliefert, da die vorliegenden Bilder wegen der Kleinheit der Elemente keine genaue Analyse gestatten. Dagegen möchte ich auch hier wieder auf mein altes Objekt, *Cyclops brevicornis*, zurückgreifen, da hier eine Reihe besonders günstiger Faktoren, die geringe Zahl und Größe der Chromatinelemente, sowie die Möglichkeit, ein beliebig großes Material zu beschaffen, zusammentreffen.

Bereits in einer früheren Arbeit <sup>1)</sup> habe ich über den Verlauf der Reifungsteilungen von *Cyclops brevicornis* ausführlich Mitteilung gemacht und dabei festgestellt, daß die erste Teilung eine Aequations-, die zweite eine Reduktionsteilung ist. Bei der Verfolgung dieser Verhältnisse war mir aufgefallen, daß gewissermaßen nicht der geradeste und einfachste Weg zur Halbierung der Chromosomenzahl eingeschlagen wird, sondern daß eine Reihe von Komplikationen, hauptsächlich verschiedene höchst auffällige Umordnungen der Chromatinelemente eingeschaltet werden. Bezüglich der Bedeutung dieser letzteren Vorgänge wagte ich keine Vermutungen aufzustellen und ich mußte mich im wesentlichen damit begnügen, die Thatsachen aufzuzeichnen.

Von dem inzwischen gewonnenen neuen Standpunkt aus erhalten nun aber, so viel ich sehe, die geschilderten Vorgänge eine vollkommen andere Beleuchtung und die einzelnen Phasen der betreffenden Periode finden gewissermaßen ganz von selber ihre Deutung.

Bei der Besprechung dieser Verhältnisse könnte ich mich einfach auf die früher gegebenen Figuren beziehen, welche (mit einer Ausnahme) <sup>2)</sup> die sämtlichen Phasen in richtiger Reihenfolge zur Darstellung bringen. Ich glaube jedoch, nochmals eine ganze Serie von Figuren und zwar unter besonderer Berücksichtigung einiger für unsere Frage wesentlicher Einzelheiten wiedergeben

1) Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile u. s. w. Taf. XXVIII.

2) Die Fig. 35 auf Taf. XXVIII der früheren Arbeit bezieht sich nicht, wie ich angenommen hatte, auf die zweite, sondern auf die erste Richtungsteilung.

zu sollen, um damit die Abbildungen dieser Arbeit zu einem vollständigen Kreis zusammenzuschließen.

Im Interesse einer besseren Uebersicht werde ich die Beschreibung der Vorgänge und ihre Deutung auseinanderhalten und will außerdem von vornherein vier Hauptphasen unterscheiden, von denen zwei dem ersten, zwei dem zweiten Teilungsakt zugehören.

### 1. Richtungsteilung.

#### 1. Hauptphase: Gegenüberstellung der Vierergruppen.

Wenn man die Ovidukteier von *Cyclops brevicornis* unmittelbar vor ihrem Austritt untersucht (Fig. 30), so stößt man auf eine in der Mitte der Zelle gelegene Figur, die ich als „provisorische Teilungsfigur“ bezeichnen möchte. Die zwölf, von hellen Höfen umgebenen chromatischen Elemente sind zu je sechs in zwei einander parallelen Ebenen angeordnet und zwar ist immer ein Element der einen Gruppe einem solchen der anderen genau opponiert. In Polansicht sind daher bei einer Einstellung immer nur 6 Elemente zu zählen (Fig. 30b), in Seitenansicht stellen sich dagegen die Chromosomen in der bekannten biserialen Anordnung dar, welche von RÜCKERT, VOM RATH und mir bei den verschiedensten Copepoden aufgefunden wurde (Fig. 30a). Außer den Chromosomen fand ich in diesem Stadium stets ein abseits gelegenes Doppelpünktchen (Fig. 30a), welches sich in Polansicht (Fig. 30b links) als ein einfacher Punkt darstellte. Ueber die Bedeutung dieses Gebildes wage ich keine Vermutung auszusprechen.

Welche Valenz haben nun die 12 Chromatinelemente?

Wie erinnerlich sein dürfte, entsteht bei der Eibildung der Copepoden durch unvollständige Querteilung des längsgespaltenen Kernfadens

$$\frac{a \ b \ c \ d \ . \ . \ .}{a \ b \ c \ d \ . \ . \ .}$$

eine bei den einzelnen Formen verschieden große Anzahl von „Vierergruppen“  $\left( \frac{ab}{ab}, \frac{cd}{cd} \ . \ . \ . \right)$ , welche aus zwei durch einen Längsspalt voneinander getrennten und durch eine Querkerbe in der Mitte geteilten Stäbchen zusammengesetzt sind (vergl. die schematische Textfig. Ca, p. 342). RÜCKERT, VOM RATH und ich haben nun im allgemeinen angenommen, daß in den central gelegenen Spindelanlagen der ältesten Ovidukteier, welche die Chromatinelemente in zwei parallelen Ebenen angeordnet zeigen und daher scheinbar

die metakinetische Phase aufweisen, die einzelnen Elemente den Wert von Spalthälften, also von halben Vierergruppen, repräsentieren, daß also die chromatische Figur folgende Zusammensetzung habe:

ab cd . . . .

ab cd . . . .

Bei *Cyclops brevicornis* ist dies indessen jedenfalls nicht der Fall. Denn wenn auch vor der Ablage der Eizellen eine sichere Entscheidung bezüglich des Baues der Chromatinelemente wegen ihrer vorübergehenden starken Verkleinerung nicht getroffen werden kann, so zeigen doch die unmittelbar nach der Eiablage sich darbietenden Figuren, wie wir sehen werden, in unzweideutiger Weise, daß jedes der 12 Chromatinelemente den Wert einer ganzen Vierergruppe hat, daß also auch in den central gelegenen Spindelanlagen der ältesten Ovidukteier (Fig. 30) die zwölf Vierergruppen in zwei Niveaus zu je sechs geschichtet sind:

ab cd ef gh ik lm

ab cd ef gh ik lm

no pq rs tu vw xy

no pq rs tu vw xy

Dieses für *Cyclops brevicornis* unzweifelhafte Ergebnis dürfte, wie ich glaube, auch auf manche andere Bilder ein Licht werfen. Ich möchte aber, um nicht zu weit vom Gegenstand abzukommen, vorläufig darauf verzichten, ein größeres Vergleichsmaterial heranzuziehen und nur auf einige von RÜCKERT gegebene, auf *Cyclops strenuus* bezügliche Figuren<sup>1)</sup>, sowie auf meine alten, die Eibildung von *Canthocamptus* betreffenden Bilder<sup>2)</sup> verweisen.

Ich wende mich nun zu den eben aus den Ovidukten getretenen und besamten Eiern (Fig. 31 und 32). An Stelle der central gelegenen, eines deutlichen Konturs entbehrenden „provisorischen Teilungsfigur“ gewahrt man jetzt dicht an der Eioberfläche ein linsenförmiges, von einer scharf hervortretenden Membran umschlossenes Bläschen, mit seiner größten Durchmesser-ebene parallel zur Eioberfläche eingestellt (Fig. 31a). In diesem

1) J. RÜCKERT, Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, 1894, Taf. XXI—XXII, Fig. 19b und 20.

2) V. HACKER, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895, Fig. 35 a und 36.

„sekundären Keimbläschen“ finden sich immer noch, durch eine in der größten Durchmessersebene gelegene Scheidewand voneinander getrennt, jene zwei Gruppen von je 6 Chromatinelementen vor.

Was zunächst die letzteren anbelangt, so setzen sie sich, wie in diesem Stadium in unzweideutiger Weise zu erkennen ist, aus zwei dicht nebeneinander gelagerten, durch eine Querkerbe halbierten und durch einen Längsspalt voneinander getrennten Stäbchen zusammen. Namentlich in der Polansicht (Fig. 31b) tritt der Längsspalt deutlich hervor, woraus sich ergibt, daß in diesem Stadium, wenn man von der üblichen Orientierung der Kernteilungsfiguren ausgeht, die Spalthälften der Elemente nicht übereinander, sondern nebeneinander gelagert sind. Die Chromosomen der beiden Gruppen sind in Bezug auf die Scheidewand spiegelbildlich angeordnet, so daß je einem Elemente der einen Gruppe ein solches der anderen genau opponiert ist, und zwar wenden sich die beiden einander gegenüberliegenden Elemente im allgemeinen ihre konkaven Seiten zu, so daß man an die metakinetische Phase erinnert wird.

Während nun in den provisorischen Kernteilungsfiguren der Ovarialeier, abgesehen von den hellen Höfen, von einer Streifung oder von sonstigen Strukturen des Kernplasmas nichts zu erkennen ist, zeigt das an die Peripherie gerückte, sekundäre Keimbläschen eine Reihe von Differenzierungen, durch welche der Eindruck erweckt wird, als sei der Kern in eine der Chromosomenzahl entsprechende Anzahl von Abteilungen gekammert. Zunächst ist zu erwähnen, daß auch hier die einzelnen Chromatinelemente durch einen hellen, scharf begrenzten Hof von dem übrigen schwach färbbaren Kernplasma abgegrenzt sind. Ich bezweifle nicht, daß es sich sowohl in den Ovarialeiern als auch hier in den sekundären Keimbläschen, wie bei vielen ähnlichen Bildungen, um Schrumpfungsprodukte handelt. Was dann die oben erwähnte Scheidewand anbelangt, so ergibt sich aus einer Zusammenstellung der verschiedenseitigen Ansichten mit Bestimmtheit, daß hier eine wirklich wandartige, die ganze Durchmessersebene umfassende Bildung vorliegt <sup>1)</sup>. Sämtliche Präparate zeigen ferner, daß die Wand jeweils zwischen zwei einander opponierten Chromatinelementen in zwei Lamellen gespalten ist, welche einen linsenförmigen, der

1) In der früheren Arbeit ließ ich es dahingestellt, ob es sich hier um einen Plasmastrang oder um eine das Keimbläschen in zwei Hälften kammernde Scheidewand handelt.



Form der Chromatinelemente entsprechenden Raum zwischen sich einschließen. Ich muß es unentschieden lassen, ob die Entstehung dieses klaffenden Spaltraumes, ebenso wie die der hellen Höfe, auf eine Wirkung der Reagentien zurückzuführen ist.

Außer der Scheidewand sind bei Seitenansichten gut tingierbare, von Pol zu Pol ziehende Streifen und Linien zu bemerken. Gewöhnlich sind die Pole mit der eingekerbten Mitte der Chromatinelemente durch einfache Linien verbunden, während in den Zwischenräumen zwischen den benachbarten Chromosomen Doppellinien auftreten, welche durch die Scheidewand hindurch ununterbrochen von Pol zu Pol ziehen (Fig. 32a). Auf den ersten Anblick scheinen diese Linien und Streifen den „Spindelfasern“ zu entsprechen. Trotzdem nun aber in späteren Stadien, wie wir sehen werden, die Streifung dichter wird und dann mit den gewöhnlichen Spindelfasern durchaus übereinstimmt (Fig. 33 u. 34), möchte ich doch bezweifeln, ob auf den zunächst beschriebenen Bildern diese Bildungen so zu deuten und ob sie nicht vielmehr mit den gefärbten, feinkörnig oder filzig erscheinenden Plasma-bändern und -brücken in Zusammenhang zu bringen sind, welche bei Polansicht zwischen den hellen Höfen der Chromosomen wahrzunehmen sind (Fig. 31b und 32b). Zu dieser Ansicht führte mich vor allem das Bild, welches die Linien und Linienpaare in Seitenansicht während der Hebung und Senkung des Tubus gewähren.

Im ganzen erhält man also den Eindruck, als sei das sekundäre Keimbläschen in diesen frühen Stadien in eine der Chromosomenzahl entsprechende Anzahl von Keilen oder Segmenten zerlegt, welche in zwei übereinander liegenden Kränzen angeordnet sind. Das Bild erinnert so, abgesehen von der Zahl der Segmente, an die früheren Furchungsstadien gewisser Eier, namentlich an das von F. E. SCHULZE beschriebene Sechzehnzellenstadium von *Sycandra*, und diese Ähnlichkeit wird dadurch noch verstärkt, daß man in Seitenansicht sehr häufig an den Enden der Doppellinien Einschnürungen der Kernwand wahrnimmt (Fig. 32a). Vermutlich gehören diese Verhältnisse in die gleiche Kategorie von Erscheinungen, wie die „Garbenformen“ der ersten Richtungsspindel von *Ascaris* und die vielpoligen Spindeln in den pflanzlichen Pollen- und Sporenmutterzellen <sup>1)</sup>.

---

1) Vergl. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899, p. 126 u. 130.

In etwas späteren Stadien (Fig. 33 und 34) geht das sekundäre Keimbläschen unter Verlängerung seiner Achse in eine nuß- und schließlich helmförmige Spindelanlage über, die Streifung wird allmählich dichter und gleichmäßiger, die Scheidewand wird undeutlich und die Chromatinelemente stellen sich so ein, daß ihr Längsspalt nach den Seiten der Spindeln und die Spalthälften gegen die Pole gerichtet sind.

## 2. Hauptphase: Dicentrische Wanderung und Paarung der Spalthälften.

Unmittelbar auf das eben beschriebene Stadium und offenbar, ohne daß die längsgespaltenen Chromatinelemente sich vorher in einer Ebene zusammenordnen, erfolgt die Wanderung der Spalthälften an die Pole und die Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 35). In keinem der sehr zahlreichen Eisäcke, welche die betreffenden Phasen zur Anschauung bringen, habe ich die Metakinese, d. h. die Voneinanderlösung der Spalthälften, beobachtet und ich muß daher annehmen, daß hier, wie bei so vielen anderen Zellformen, diese Phase sehr rasch abläuft. Sehr häufig findet sich dagegen das Dyasterstadium: man sieht in dem, einem Blütenköpfchen ähnlichen Richtungskörper und in der Kuppe des Eikerns die Chromatinelemente in zwei kranzförmigen Gruppen angeordnet (Fig. 35a), und glücklich getroffene Querschnitte zeigen aufs deutlichste, daß in den Richtungskörper und Eikern je zwölf einfache Schleifen eingegangen sind (Fig. 35b). Wenn also auch die Metakinese selber nicht zur Ansicht kam, so zeigen doch diese unmittelbar folgenden Phasen in unwiderleglicher Weise, daß von den 12 im sekundären Keimbläschen vorgefundenen „Vierergruppen“ je eine Spalthälfte in den Richtungskörper, die andere in den Eikern eingetreten ist, daß also die erste Richtungsteilung eine „Aequationsteilung“ ist.

In nur wenig älteren Phasen (Fig. 36) nehmen die anfangs U-förmig gebogenen Schleifen unter vorübergehender Verkürzung und Verdickung die Gestalt von Winkeln mit dicht aneinander gelagerten Schenkeln an und beginnen sich paarweise zusammenzulegen (Fig. 36a und b). Anfänglich ist die gegenseitige Anordnung der Paarlinge keine regelmäßige, und man sieht vielfach, namentlich in Polansicht (Fig. 36b), T-förmige Figuren, deren beide Arme durch je einen Paarling gebildet werden. Allmählich treten aber bei gleichzeitiger Verlängerung und Verdünnung der

Elemente, bestimmtere Verhältnisse ein, indem die beiden nunmehr wieder hufeisenförmigen Schleifen sich mit ihren Umbiegungsstellen aneinanderlegen und so das Bild eines II oder X gewähren (Fig. 37a und b).

Während der anfangs rundliche Eikern (Fig. 36a) sich mehr und mehr senkrecht zur Eioberfläche streckt und eine kugelförmige Gestalt annimmt (Fig. 37a), macht sich aufs neue eine Streifung bemerklich, welche vollkommen derjenigen des sekundären Keimbläschens entspricht. Zunächst erscheint bei Seitenansicht der Kern durch doppelte Linien in eine Anzahl von Fächern gesondert, deren jedes eines der Chromosomenpaare beherbergt (Fig. 36a), später kommen einfache Linien hinzu, welche die Berührungsstelle der Paarlinge, also die Mitte der H- und T-Figuren schneiden (Fig. 37a). Gleichzeitig nehmen die Paarlinge mehr und mehr eine zur Streifung senkrechte, also in Bezug auf die Spindelanlage äquatoriale Lage an.

Es wurde oben darauf hingewiesen, daß das sekundäre Keimbläschen durch die Streifung in 12 keilförmige Segmente oder besser Halbkeile zerlegt erscheint, welche in zwei spiegelbildlich sich entsprechenden Kränzen von je 6 angeordnet sind und deren jeder eine der Vierergruppen beherbergt (Fig. 31). Bei der dicentrischen Wanderung der Spalthälften verschwindet die Scheidewand zwischen den beiden Kränzen und es sind also, wenn wir von den inzwischen auftretenden feinen Spindelfasern absehen, nur noch 6 von Pol zu Pol sich erstreckende Keile vorhanden (Fig. 39). Ein Vergleich dieses Zustandes mit den bei Abschluß der ersten Teilung sich anbahnenden Verhältnissen läßt es als nahezu sicher erscheinen, daß die im Eikern sich paarenden Spalthälften je zwei im sekundären Keimbläschen einander opponierten Vierergruppen angehören. Wenn z. B. im sekundären Keimbläschen die Vierergruppen  $\frac{ab}{ab}$  und  $\frac{no}{no}$  in zwei sich entsprechenden Halbkeilen einander opponiert gewesen sind, so werden sich im Eikern nach Ablauf der ersten Teilung eben die beiden Spalthälften ab und no miteinander paaren. Man könnte, um eine Erscheinung aus einem anderen Gebiet heranzuziehen, sagen, daß in je zwei übereinander liegenden Halbkeilen die Spalthälften ausgetauscht und wechselseitig gepaart werden, so wie zwischen zwei konjugierten Infusorien die Wanderkerne ausgetauscht und mit den zurückgebliebenen stationären Kernen vereinigt werden.

## 2. Richtungsteilung.

### 3. Hauptphase: Umordnung der Einzelchromosomen.

Es konnte im bisherigen unberücksichtigt bleiben, daß die miteinander gepaarten Spalthälften ab und no ihrem Aussehen und ihrer Entstehung nach sich je aus zwei miteinander im Zusammenhang gebliebenen Einzelchromosomen a und b, bezw. n und o zusammensetzen, also bivalent sind. Dieses Verhältnis macht sich bei den jetzt zu besprechenden Vorgängen in einer von vornherein nicht zu erwartenden Weise geltend.

Wir haben gesehen, daß sich die X-förmigen Chromosomenpaare in der Anlage der zweiten Richtungsspindel allmählich senkrecht zur Streifung einstellen (Fig. 37a). Sie nehmen dabei eine zur Äquatorebene der Spindelanlage symmetrische Orientierung an, in der Weise, daß von jedem hufeisenförmigen Paarling der eine Schenkel oberhalb, der andere unterhalb der Äquatorebene zu liegen kommt. Während sich diese Einstellung vollzieht, brechen aber die bivalenten Paarlinge in der Mitte durch und zerlegen sich so in ihre Einzelchromosomen (Fig. 38a und b, Fig. 39). Es entstehen also aus den H-förmigen Figuren  $\begin{smallmatrix} a \\ b \end{smallmatrix} \begin{smallmatrix} n \\ o \end{smallmatrix}$  Vierergruppen-ähnliche Formen:

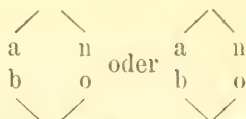
$\begin{smallmatrix} a & \diagdown & n \\ b & \diagup & o \end{smallmatrix}$  oder  $\begin{smallmatrix} a & - & - & n \\ b & - & - & o \end{smallmatrix}$ , in welchen je ein Einzelchromosom (z. B. a)

des einen Paarlings mit der auf der gleichen Seite des Äquators gelegenen Hälfte (z. B. n) des anderen in nähere Beziehung tritt. Zunächst tritt allerdings noch keine Verschmelzung der beiden benachbarten Elemente ein, wir werden aber sehen, daß eine solche während der Metakinese zustande kommt und daß demnach eine vollständige Umgruppierung oder Auswechslung der Einzelchromosomen stattfindet.

### 4. Hauptphase: Dicentrische Wanderung der neuformierten Elemente.

Während bei der ersten Teilung die Metakinese wegen ihres offenbar sehr raschen Verlaufes nicht zur Beobachtung gelangte, liegen mir zahlreiche Bilder vor, welche die entsprechende Phase des zweiten Teilungsschrittes vorführen. Man sieht, daß die nebeneinander gelegenen Einzelchromosomen sich enger zusammenschließen und beim allmählichen Auseinanderrücken die von anderen Objekten her bekannten Doppel-V bilden (Fig. 40):





Im Dyasterstadium, also zur Zeit, wenn sich unter gleichzeitiger Abhebung einer Dottermembran der zweite Richtungskörper abschnürt (Fig. 41a), sind aus den V-ern vollständig zusammenhängende, hufeisenförmige Schleifen entstanden, es hat also eine vollkommene Verschmelzung der heterogenen Hälften stattgefunden. Günstig getroffene Querschnitte durch die Schleifengruppen des zweiten Richtungskörpers und Eikerns (Fig. 41b) lassen mit wünschenswertester Deutlichkeit in jedem derselben 6 Schleifen, also die reduzierte Chromosomenzahl erkennen.

Ich vervollständige die gegebene Reihe von Stadien durch zwei Bilder, welche sich auf die erste Furchungsteilung beziehen. Das eine (Fig. 42) giebt die Polansicht des Asterstadiums wieder und läßt zwei Gruppen von je 6 Chromosomen erkennen. Unverkennbar ist in der einen (oberen) elterlichen Gruppe die Isolierung der einzelnen Schleifen weiter vorgeschritten, als in der anderen, eine Verschiedenheit der Phasen, welche die elterlichen Kernhälften vielfach auch noch in späteren Furchungsstadien und sogar noch in den Urgenitalzellen zeigen <sup>1)</sup>. Fig. 43 giebt einen Querschnitt durch die eine Spalthälftengruppe des Dyasterstadiums. Auch hier ist die den elterlichen Kernhälften entsprechende Gruppierung der im Querschnitte als Doppelpunkte sich darstellenden Chromatinschleifen deutlich zu erkennen.

Entsprechend der Sechszahl von (bivalenten) Chromosomen, welche der Eikern bei der zweiten Richtungsteilung erhält, beträgt bei der ersten Furchungsteilung die Zahl der Elemente in jeder der elterlichen Gruppen wiederum 6, wobei jedoch nach dem Vorhergehenden gleichfalls eine latente Bivalenz der Chromosomen anzunehmen ist.

Es wurde bereits erwähnt, daß über die hier geschilderten Vorgänge bereits vor 6 Jahren in allen Einzelheiten berichtet werden konnte. Einige Unsicherheiten, infolge deren die endgültige Entscheidung gewisser Punkte vorbehalten werden mußte, habe ich inzwischen mit Hilfe des von Jahr zu Jahr vermehrten Materials beseitigen können und ich darf wohl annehmen, daß

1) Vergl.: Ueber die Selbständigkeit u. s. w., p. 598 ff.

die nunmehr gegebene Darstellung in keinem wesentlichen Punkte einer Ergänzung oder Verbesserung bedürftig ist. Die Größe und geringe Zahl der Elemente und vor allem auch ihre lockere Anordnung erleichtern bei *Cyclops brevicornis* die Untersuchung dieser bei manchen anderen Objekten so subtilen Verhältnisse außerordentlich und schließen einen Irrtum namentlich in den Zahlenverhältnissen vollkommen aus.

Eine Deutung der verschiedenen Neugruppierungen habe ich in meiner ersten Arbeit nicht versucht, und ich glaube auch, daß auf dem Boden unserer damaligen Kenntnisse eine solche nicht angängig gewesen ist. Es schien vor allem unmöglich zu sein, die beobachteten Komplikationen in direkte Beziehung zum Reduktionsvorgang zu setzen und es war mir daher, wie ich gestehen muß, die Auffindung dieser Dinge eine nicht ganz erfreuliche Ueberraschung. Hatte ich doch gehofft, in den Eiern von *Cyclops* mit ihren großen Chromatinelementen in jener Richtung besonders einfache und durchsichtige Verhältnisse vorzufinden!

In ein ganz neues Licht werden nun diese Vorgänge gestellt, wenn man die, wie ich glaube, gut zu begründende Annahme macht, daß zwischen den geschilderten Komplikationen des Reduktionsvorganges und dem in der ganzen Keimbahn beobachteten autonomen Zustand der elterlichen Kernhäften ein Zusammenhang besteht. Es wurde in den vorhergehenden Kapiteln der Nachweis erbracht, daß sich der Doppelbau der Kerne von der befruchteten Eizelle bis zu den männlichen und weiblichen Keimmutterzellen mit Zähigkeit forterhält und sich nicht nur im Verhalten der chromatischen, sondern auch, wo dieses versagt, in dem der nukleolären Substanz zu erkennen giebt und endlich, daß die bezüglichen Bilder gerade am Ende der Keimbahn, bei der Bildung der Ursamen- und Samenmutterzellen, wieder besonders deutlich und regelmäßig werden. Nun sehen wir, wenigstens bei *Cyclops*, im „sekundären Keimbläschen“ aufs neue das Bild eines aus zwei Hälften zusammengesetzten Kernes vor uns, und zwar wird hier der Doppelbau um so augenfälliger, als hier nicht nur die beiden Kernhälften durch eine deutliche, offenbar zweiblättrige Scheidewand gegeneinander abgegrenzt sind, sondern auch, weil der Inhalt der Kernhälften, die Chromatinelemente, eine ganz besonders ausgesprochene Symmetrie zeigen. Es scheint mir nun die Annahme nicht zu umgehen zu sein, daß der im „sekundären Keimbläschen“ zu Tage tretende Doppelbau die Fortsetzung der bei der Furchung und Gonadenbildung beobachteten Anordnungsverhältnisse bildet,

also gleichfalls durch die Fortdauer der Autonomie der elterlichen Kernhälften bedingt ist. Es ließe sich allerdings dagegen einwenden, daß ja die Form des Doppelbaues im sekundären Keimbläschen eine etwas andere ist als in den vorhergehenden Stadien. Aber einerseits ist auf die bekannte Thatsache hinzuweisen, daß überhaupt die betreffende Phase, die Diakinese, im Keimbläschen eigentümliche Verhältnisse darbietet, wie sie sich in anderen Kernformen nur andeutungsweise vorfinden, andererseits können wir die Besonderheiten, welche der Doppelbau des sekundären Keimbläschen, speciell die spiegelbildliche Gruppierung der Chromosomen aufweist, zu den später erfolgenden Umordnungsvorgängen in Beziehung setzen und also für die hier auftretenden Verschiedenheiten eine bestimmte Erklärung geben.

Wenn nun wirklich die oben gemachte Voraussetzung zutrifft, daß auch der Doppelbau des sekundären Keimbläschen durch die Fortdauer des autonomen Zustandes der Kernhälften bedingt ist, so ergibt sich als notwendige Folgerung, daß die Vierergruppen auf der einen Seite der Scheidewand väterlichen, auf der anderen mütterlichen Ursprungs sind. Sobald aber dieser eine Punkt feststeht, wird auch ohne weiteres die Bedeutung der sich anschließenden Umordnungsvorgänge klar: Dieselbe liegt darin, daß bei *Cyclops* die reife Eizelle in gleichmäßiger Mischung zur Hälfte großväterliche, zur Hälfte großmütterliche Chromatinelemente übernimmt.

Verfolgen wir zunächst nochmals die einzelnen Vorgänge an der Hand der schematischen Figuren (Textfig. C) und erinnern uns daran, daß die Zahl der Vierergruppen in Wirklichkeit zwölf, also das Dreifache der hier abgebildeten Elemente beträgt.

Bei der ersten Richtungsteilung gelangen, wie bei jeder anderen Kernteilung, je 6 väterliche und 6 mütterliche Elemente in die Tochterkerne, jedoch erfolgt die dicentrische Wanderung nicht in zwei gesonderten, den elterlichen Anteilen entsprechenden Gruppen, sondern die väterlichen und mütterlichen Elemente müssen, ihrer Aufstellung in den zwei Fronten entsprechend, zwischen einander durchtreten und sind also vollkommen durcheinander gemischt, während sie an die Pole wandern (Textfig. C b). Diese Mischung ist jedoch, wie wir gesehen haben, keine unregelmäßige. Denn es ließ sich mit größter Wahrscheinlichkeit zeigen, daß bei der unmittelbar folgenden Paarung der Spalthälften die Paarlinge jeweils zwei im sekundären Keimbläschen einander opponierten

Vierergruppen angehören. Es muß sich also schon die dicen-  
trische Wanderung in einer ganz gesetzmäßigen, Quadrillen-  
ähnlichen Ordnung vollziehen, mögen dabei regulierende, von den  
Chromatinelementen selbst ausgehende Reize oder irgend welche  
als Leitbahnen dienenden Kernstrukturen eine Rolle spielen.

Bei der Paarung der Spalthälften erfolgt die Vereinigung je  
einer väterlichen und einer mütterlichen Spalthälfte. Von den beiden

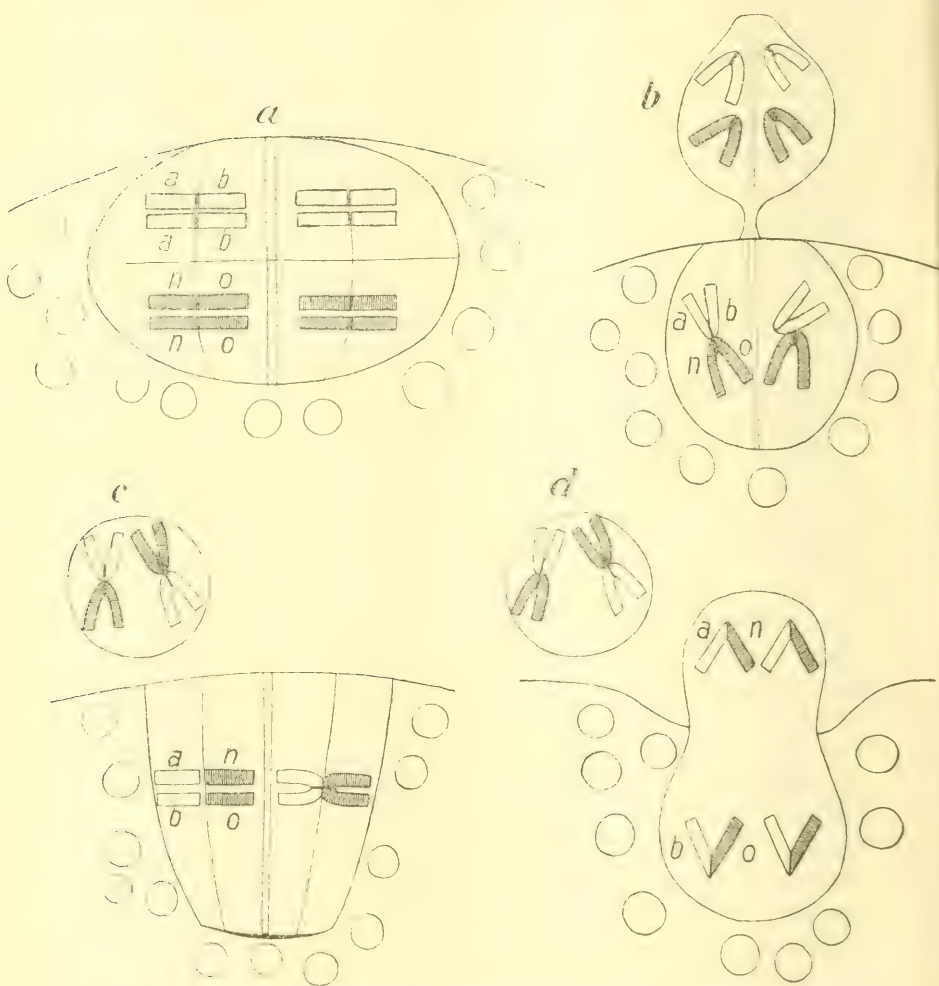


Fig. C, a—d. Verlauf der Reifungsteilungen bei *Cyclops brevicornis*.  
 a Gegenüberstellung der Vierergruppen. b Bildung des ersten Richtungkörpers:  
 im Eikern Paarung der Spalthälften. c Zweite Richtungsspindel: Auswechsel-  
 lung der Einzelchromosomen. d Bildung des zweiten Richtungkörpers.



einander opponierten Vierergruppen  $\frac{ab}{ab}$  und  $\frac{no}{no}$  werden sich z. B. jeweils zwei Spalthälften  $ab$  und  $no$  miteinander verbinden und das Gesamtergebnis des ersten Teilungsschrittes ist demnach eine gleichmäßige Durchmischung der väterlichen und mütterlichen Anteile (Textfig. Cb unten). Während also in der ganzen Keimbahn, von befruchteten Ei bis zu den Keimmutterzellen die räumliche Trennung der elterlichen Anteile fortbesteht, wird erstmals im Verlauf des ersten Teilungsschrittes dieser Zustand aufgegeben. Man könnte also sagen, daß bei Cyclops die erste Richtungsteilung die Aufgabe übernimmt, die Durchmischung der elterlichen Anteile einzuleiten.

Die Durchführung dieses Prozesses erfolgt erst während des zweiten Teilungsschrittes. Im Verlauf desselben findet eine Auswechselung der Einzelchromosomen je zweier miteinander gepaarter Spalthälften in der Weise statt, daß je ein väterliches und ein mütterliches Einzelchromosom zusammentreten (Textfig. Cc). Die 12 neuformierten bivalenten Elemente, welche demnach je aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte bestehen, werden durch den Reduktionsakt auf den zweiten Richtungskörper und Eikern verteilt und letzterer enthält demnach 6 Mischlinge, welche sich je aus einer väterlichen und mütterlichen oder, da die reife Eizelle bereits eine neue Generation repräsentiert, besser gesagt, aus einer großväterlichen und großmütterlichen Hälfte zusammensetzen (Textfig. Cd).

Wir sehen also, daß die ganze Reihe von Umordnungen, welche die Chromatinelemente im Verlauf der beiden Reifungsteilungen erfahren, zu einem einfachen, gesetzmäßigen und auch theoretisch verständlichen Resultate führt, nämlich zur gleichmäßigen Durchmischung der großväterlichen und großmütterlichen Chromatinelemente in den weiblichen Fortpflanzungszellen.

Nehmen wir einmal, ohne Rücksicht auf die speziell bei Cyclops vorliegenden Verhältnisse, ganz allgemein an, es solle das eben erwähnte Ziel wirklich erreicht werden. Wir können uns dann fragen, welche Wege in diesem Fall überhaupt theoretisch denkbar sind.

Sehr einfach würde die Sache liegen, wenn die zweite Richtungsteilung keine Reduktions-, sondern, wie die erste, eine Aequationsteilung sein würde. Dann wäre es möglich, daß die räumliche Trennung der elterlichen Kernhälften, ebenso wie bei der Furchung

und Gonadenbildung, so auch noch während der beiden Reifungsteilungen fortbestände und daß demnach der Eikern die großväterlichen und großmütterlichen Elemente in zwei getrennten Gruppen erhielte. Der Eikern würde dann die beiderseitigen Chromosomen in gleicher Anzahl übernehmen, aber die Mischung würde offenbar keine so innige sein, wie bei der Paarung je eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes.

Ganz ähnlich würden sich die Vorgänge gestalten, wenn die erste Teilung eine gewöhnliche Aequationsteilung mit gonomerer Anordnung der auseinanderrückenden Spalthälften, der zweite Teilungsschritt eine Reduktionsteilung wäre.

Auch in diesem Fall würde der Eikern nach Ablauf des ersten Teilungsprozesses zwei getrennte Gruppen von Elementen enthalten (Textfig. D) und bei der zweiten Teilung könnte, wie dies für verschiedene Objekte thatsächlich angegeben wird, eine gleichmäßige Verteilung der elterlichen Anteile auf zweiten Richtungs-



Fig. D. Gruppenweise Trennung der elterlichen Chromosomen.

körper und Eikern in der Weise stattfinden, daß sich die bivalenten Elemente unter Durchführung der Querteilung in ihre beiden Einzelchromosomen zerlegen. Man könnte geradezu mit RÜCKERT annehmen, daß die Bivalenz der Elemente, d. h. die anfängliche Unterdrückung der Querteilung, für den Mechanismus der zweiten Teilung deshalb von großer Bedeutung ist, weil die

gewöhnliche Methode, eine zweireihige Anordnung der Elemente im Aequator herzustellen, infolge des Ausfalls der Längsspaltung nicht zur Anwendung kommen kann.

Wir sehen also, daß auch in dem zweiten hier angenommenen Falle eine gleichmäßige Verteilung der elterlichen Anteile auf Richtungskörper und Eikern sehr wohl stattfinden könnte, daß aber auch hier die väterlichen und mütterlichen Elemente, zunächst wenigstens, in getrennten Gruppen liegen und demnach ihre Durchmischung keine gleichmäßige und vollständige sein würde.

Um eine solche wirklich zu erreichen, müssen offenbar besondere Einrichtungen getroffen sein und wenn wir natürlich auch nicht sagen können, daß der bei *Cyclops brevicornis* eingeschlagene Weg der einzig mögliche oder einfachste sei, so können wir doch wenigstens so viel behaupten, daß die Mittel, welche zur Erreichung des Zieles angewandt werden, wirklich auch direkt zu demselben

hinführen. Die Gegenüberstellung der väterlichen und mütterlichen Elemente, die Paarung der Spalthälften und die Auswechslung der Einzelchromosomen stellen die drei wichtigsten Etappen auf diesem Wege dar und in der Einfügung dieser Phasen sind auch die Hauptunterschiede begründet, welche zwischen dem bei Cyclops bestehenden Reduktionsmodus und dem theoretisch einfachsten, WEISMANN'schen Modus bestehen.

Es kann noch die Frage erhoben werden, ob das Verhalten der Kernelemente auf besondere physiologische Eigenschaften derselben schließen läßt, welche wir bei anderen Kernteilungsprozessen vermissen. Ohne mich hier auf die Frage nach dem Mechanismus der Teilung einzulassen, möchte ich nur auf den Vorgang der Paarung der Spalthälften hinweisen. Derselbe beweist, daß zwischen den väterlichen und mütterlichen Elementen Affinitäten bestehen müssen, welche zwischen gleichsinnigen Elementen nicht vorhanden sind. Denn es ist noch nirgends beobachtet worden, daß etwa die an die Pole tretenden Tochterchromosomen sich mit ihren Umbiegungsstellen aneinanderlegen.

Ich werde auf diesen Punkt im allgemeinen Teil nochmals zurückkommen und will nur noch die Frage streifen, ob wir es hier mit Dingen zu thun haben, welche nur für Cyclops oder allenfalls für die Copepoden überhaupt Geltung haben, oder ob die im Vorstehenden beschriebenen Umordnungen der chromatischen Elemente und ein Zusammenhang dieser Vorgänge mit dem Doppelbau der Kerne auch bei anderen Formen angenommen werden können.

Es ist bekannt, daß wir leider noch weit davon entfernt sind, die bei den verschiedenen Objekten beobachteten, auf die Reifungsteilungen bezüglichen Bilder mit Sicherheit aufeinander beziehen zu können. Ich glaube jedoch, daß es zu pessimistisch wäre, wenn man heute von einem Zustand gründlicher Zerfahrenheit oder, wie CARNOY es gethan hat, von einem Tohu-bohu sprechen wollte. Im Gegenteil, die neueren, überaus gründlichen und gewissenhaften Arbeiten, mit welchen in den letzten Jahren besonders die amerikanischen und belgischen Forscher erfolgreich in den Wettkampf eingetreten sind, lassen immer mehr hervortreten, wie fast jede Phase und Unterphase, welche bei irgend einem Objekt vielleicht in besonders augenfälliger Weise hervortritt, sich schließlich bei genauem und wiederholtem Suchen auch bei andern Objekten nachweisen läßt. Wer die letzten Unter-



suchungen über die Liliaceen, die Urodelen, die Seeplanarien genau verfolgt hat, wird sich dem Eindruck nicht entziehen können, daß jede neue Arbeit uns speciell in dieser Richtung vorwärts bringt, mögen auch die Deutungen der Autoren vorläufig in scheinbar unversöhnlicher Weise auseinandergehen.

So scheint es mir denn, daß, was die thatsächlichen Befunde anbelangt, die einzelnen Objekte einander immer näher gerückt werden, und bei dieser Sachlage halte ich es für wahrscheinlich, daß auch hier, wie in so manchen ähnlichen Fällen, diese gegenseitige Annäherung der Befunde um einen weiteren Schritt gefördert werden könnte, wenn auch die theoretischen Anschauungen, unter deren Einfluß die bisherigen Untersuchungen bewußter oder unbewußterweise gestanden sind, durch Gewinnung eines neuen Gesichtspunktes eine Verschiebung oder Erweiterung erfahren würden.

Es muß dahingestellt bleiben, ob die bei der Untersuchung der Copepoden neu gewonnenen Anschauungen in dieser Richtung dienlich sein können und ob von ihnen aus ganz im allgemeinen eine bessere Deutung und Vereinigung des allmählich zu ungeheuren Dimensionen angeschwollenen Thatsachenmaterials ermöglicht werden kann. Jedenfalls verdient aber der eine Umstand Beachtung, daß eine ganze Reihe von speciellen Bildern, welche bei Cyclops in einen direkten Zusammenhang mit der Fortdauer der Autonomie der elterlichen Kernteile gebracht werden konnten, sich auch bei anderen Objekten während der Reifungsteilungen wiederfinden, so daß immerhin die Möglichkeit besteht, daß bei weiterer Untersuchung gewisse specielle Verhältnisse durch die Ergebnisse bei Cyclops in eine neue Beleuchtung gerückt werden.

Ich will hier nur auf zwei Punkte mit einigen Worten eingehen. In neuerer Zeit ist wiederholt die Angabe gemacht worden, daß in den Vorphasen der ersten Reifungsteilung eine nachträgliche Paarung oder Konjugation je zweier ursprünglich selbständiger Chromosomen stattfindet. So hat namentlich MONTGOMERY<sup>1)</sup> bei der Spermatogenese von *Peripatus* sowie von einigen Hemipteren eine während der „Synapsis“ vor sich gehende, paarweise Vereinigung univalenter Chromosomen zu bivalenten beschrieben und

---

1) TH. H. MONTGOMERY, The spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *balfouri* up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. XIV, 1900. — A study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Transact. Amer. Phil. Soc., Vol. XX, 1901.



ist, wie ich dem Referat im Zoologischen Centralblatt entnehme, wenigstens bei den Hemipteren zu der Ansicht gelangte, daß es sich um die Vereinigung eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes handle. Leider ist mir die betreffende Arbeit nicht zugänglich gewesen, so daß ich nicht beurteilen kann, inwieweit ein Vergleich der betreffenden Beobachtungen mit den Verhältnissen bei Cyclops angängig ist.

Auf den zweiten Punkt habe ich schon bei früherer Gelegenheit hingewiesen<sup>1)</sup>. Wie wir oben gesehen haben, schließen sich bei Cyclops die gepaarten Chromatinelemente zwischen der ersten und zweiten Teilung zu X- und H-förmigen Figuren zusammen. Genau an derselben Stelle, nämlich zwischen der ersten und zweiten Richtungsteilung und, mit einer Ausnahme<sup>2)</sup>, nur an dieser Stelle, sind auch bei einer Reihe von anderen Objekten, ganz ähnliche X-förmige Elemente gefunden und in der verschiedensten Weise gedeutet worden. Schon früher konnte ich die von KLINCKOWSTRÖM im Ei einer Seeplanarie (*Prostheceraeus*) und die von JUEL und BELAJEFF bei der Pollenbildung einiger Lilien (*Hemerocallis*, *Iris*) gemachten Beobachtungen heranziehen. Neuerdings hat nun SCHOCKAERT<sup>3)</sup> die betreffenden Bilder bei *Prostheceraeus* wieder gefunden und ausführlich beschrieben, GRÉGOIRE<sup>4)</sup> hat derartige Figuren in den Telophasen der ersten Teilung von *Lilium speciosum* beobachtet, und auf ähnliche Dinge sind CARNOY und LEBRUN bei der Eireifung, JANSSENS bei der Samenbildung der Tritonen<sup>5)</sup> gestoßen.

1) Vergl. V. HACKER, Ueber vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. deutsch. Zool. Ges., 1898, p. 108. — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, p. 171.

2) CARNOY und LEBRUN (*La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens*. *Cellule*, T. XVI, 1899, tab. 11, fig. 102) haben solche Bilder bei der ersten Reifungsteilung des Tritoneies gesehen. Ich habe indessen schon an anderer Stelle und aus anderen Gründen (Ref.: die Reifungserscheinungen. *Erg. An. u. Entw.*, Bd. VIII: 1898, 1899) Zweifel darüber geäußert, ob die von den beiden Autoren angenommene Reihenfolge der Stadien als eine definitive betrachtet werden dürfe.

3) R. SCHOCKAERT, *L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi*. (Deuxième partie.) *Cellule*, T. XX, 1902, Tab. 3, Fig. 34—40.

4) GRÉGOIRE, V., *Les cinèses polliniques chez les Liliacées*. *Cellule*, T. XVI, 1899, Tab. 1, Fig. 26.

5) CARNOY und LEBRUN, l. c., Tab. 12, Fig. 119 A; F. A. JANSSENS, *La spermatogénèse chez les tritons*. *Cellule*, T. XIX, 1901, Tab. 1, Fig. 41.

Es scheint mir bemerkenswert zu sein, daß es auch in diesem Punkte gerade die am öftesten untersuchten und in vieler Hinsicht für die Untersuchung besonders günstigen Formen (Copepoden, Seeplanarien, Tritonen, Lilien) sind, bei welchen sich mehr und mehr eine morphologische Uebereinstimmung herausstellt, so daß die Wahrscheinlichkeit besteht, daß die betreffenden Erscheinungen eine noch weitere Verbreitung besitzen.

Nun wird freilich für die meisten der hier genannten Objekte eine ganz andere Entstehungsweise der X-förmigen Figuren angegeben, insofern die Mehrzahl der Autoren, so auch neuerdings wieder SCHOCKAERT, die Zusammensetzung dieser zweiteiligen Elemente mit der in den Anaphasen der ersten Teilung beobachteten Längsspaltung in Verbindung gebracht haben. Es ist daher vorderhand nicht erlaubt, weiter zu gehen, als die äußerliche Aehnlichkeit festzustellen, und es ist abzuwarten, ob spätere Untersuchungen für diese so verbreiteten Vorkommnisse auch eine genetische und physiologische Uebereinstimmung zum Vorschein bringen werden.

## 6. Kapitel.

### Ueber die Verbreitung des gonomeren Kernzustandes im Tier- und Pflanzenreich.

Die Feststellung der Autonomie der Kernhälften oder, wie wir auch sagen können, des gonomeren Zustandes der Keimbahnkerne, wird für die Vererbungslehre von wesentlich größerem Interesse sein, wenn es sich hier nicht um ein vereinzelt, den Copepoden eigentümliches Vorkommnis, sondern um eine Erscheinung von allgemeinerer Verbreitung handelt. Ich habe mich daher nach Abschluß der an den Copepoden ausgeführten Untersuchungen bemüht, teils an meinen eigenen Präparaten, teils in der Litteratur mich darüber zu orientieren, ob sich entsprechende Dinge auch bei anderen Objekten vorfinden, und ich war in der That überrascht, nicht nur auf Schritt und Tritt auf ähnliche, offenbar hierher gehörige Verhältnisse zu stoßen, sondern auch, was für mich noch wertvoller war, zu sehen, daß bereits mehreren Autoren die Eigentümlichkeiten der betreffenden Bilder aufgefallen waren.

Es war dabei nötig sich an bestimmte Kriterien des gonomeren Zustandes zu halten. Nach dem vorläufigen Stand unserer

Kenntnisse sind wir allerdings noch nicht berechtigt, irgend eines derselben als ein absolutes, für sich allein und unter allen Verhältnissen entscheidendes Charakteristikum zu betrachten, aber wir sind doch in der Lage, bald aus dem kombinierten Auftreten solcher Merkmale, bald unter Berücksichtigung äußerer Momente, vor allem der Zugehörigkeit der betreffenden Elemente zur Keimbahn, Analogieschlüsse von einem hohen Wahrscheinlichkeitsgrad zu ziehen.

Die Kriterien des gonomeren Zustandes sind nach dem Bisherigen folgende:

1) Doppelte Knäelfiguren: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT, l. c., Fig. 10 u. 11); Urogenitalzellen von *C. brevicornis* (HÄCKER, 1896, Fig. 75–78); Ursamenzellen von *Heterocope* (Fig. 23, *dk*).

2) Doppelasteren in Polansicht: Furchung von *Cyclops brevicornis* (Fig. 42); Furchung von *Diaptomus* (Fig. 28 und 29).

3) Doppeldyasteren im Querschnitt: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT, l. c., Fig. 3 u. a) und *brevicornis* (HÄCKER, 1896, Fig. 52–53; diese Arbeit, Fig. 43).

4) Doppeldyasteren in Seitenansicht: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT, l. c., Fig. 2 und 6), *C. brevicornis* (HÄCKER, 1896, Fig. 50) und *Diaptomus* (Fig. 7).

5) Ruhende Doppelkerne mit zahlreichen Nukleolen: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT), frühere Furchungsstadien von *Cyclops brevicornis* (Textfig. A b).

6) Ruhende Doppelkerne mit je einem Nucleolus in jeder Kernhälfte: spätere Furchungsstadien von *Cyclops brevicornis* (Textfig. A d und A e), Furchung von *Crepidula* (CONKLIN, siehe Textfig. B a),

7) Junge, kugelige oder scheibenförmige Tochterkerne mit zwei symmetrisch gelagerten Nukleolen: Furchung von *Cyclops brevicornis* (Textfig. A f); Furchung und Gonadenbildung von *Diaptomus* und *Heterocope*; Furchung von *Crepidula* (CONKLIN, siehe Textfig. B b).

8) Zweiteilige Keimbläschen mit symmetrisch gelagerten Chromosomen: *Cyclops brevicornis* (Fig. 31 a und 32 a).

In den meisten der im folgenden zusammengestellten, aus einer großen Zahl ausgewählten Beispiele ist das unter 7) aufgeführte Kriterium für die Heranziehung bestimmend gewesen. Auf den ersten Anblick mag vielleicht dieses Kriterium zu den

an und für sich weniger entscheidenden gehören, aber sein Gewicht wird wesentlich erhöht durch die Regelmäßigkeit und Ausschließlichkeit, mit welcher die betreffenden Bilder vielfach auftreten, und wir werden speciell bei den parthenogenetisch sich vermehrenden Pflanzen eine wertvolle Stütze für die Sicherheit dieses Kriteriums kennen lernen.

### Conjugaten.

In den durch Conjugation entstandenen Dauersporen oder Zygoten mancher conjugaten Algen bleiben nach KLEBAHN die beiden Geschlechtskerne geraume Zeit unverschmolzen, bei *Spirogyra jugalis*

(Textfig. Ea) werden sie mehrere

Wochen lang (Juni bis Juli) dicht aneinander geschmiegt angetroffen und bei *Closterium* (Textfig. Ec) bleiben sie sogar während des ganzen Winters getrennt voneinander zwischen den beiden Chromatophorenbällen liegen.

Bei den meisten *Spirogyra*-arten enthält jede der nebeneinander gelagerten

Kernhälften einen Nucleolus (Textfig. Ea) und nur bei *Spirogyra orthospira* sind es zwei, nämlich je ein größerer und ein kleinerer

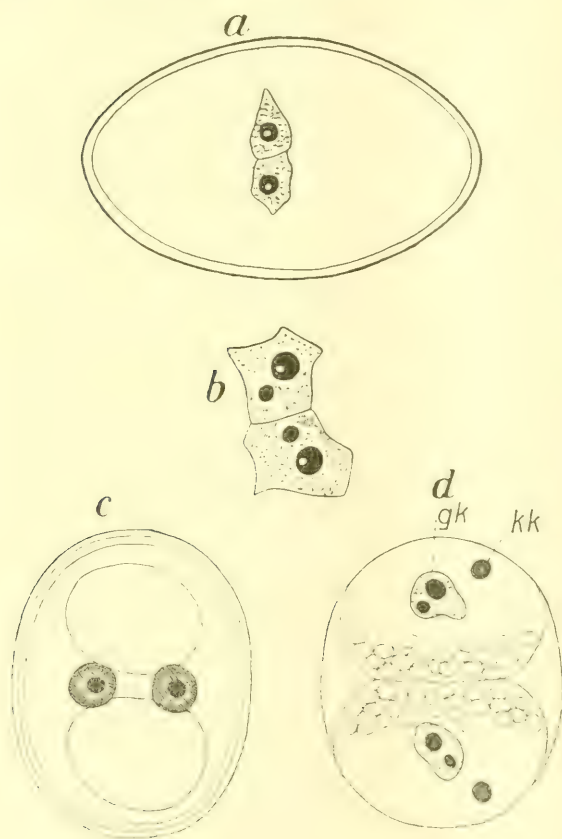


Fig. E, a—d. Zygotenbildung bei den Conjugaten (nach KLEBAHN). a Zygote von *Spirogyra jugalis*. b Doppelkern einer jungen Zygote von *Sp. orthospira*. c Reife Zygote von *Closterium*. d Keimungsstadium von *Closterium*: gk Großkern, kk Kleinkern.



(Textfig. Eb). Da nun bei *Spirogyra* im Gegensatz zu anderen Conjugaten keine Richtungsteilungen vorkommen (OVERTON) und somit, nach unseren Erfahrungen bei *Cyclops*, eine Durcheinandermischung der Kernteile vor der Befruchtung weniger wahrscheinlich ist, so könnte man daran denken, daß bei *Spirogyra orthospira* das Auftreten zweier Nukleolen in jeder elterlichen Kernhälfte mit einem Fortbestand auch der großelterlichen Kernanteile zusammenhängt.

Auch bei der im Frühjahr erfolgenden Keimung von *Closterium* (Textfig. Ed) und *Cosmarium* enthalten die „Großkerne“ (*gk*) vielfach zwei Nukleolen, und man wird um so mehr geneigt sein, bei diesen mit der Furchung der Metazooneier zu vergleichenden Entwicklungsvorgängen an einen gonomeren Zustand der Kerne zu denken, als bei der Keimung der Parthenosporen von *Cosmarium* in den Großkernen immer nur ein Nucleolus aufzutreten scheint.

Auch bei der Teilung der *Spirogyra*fäden scheinen in den jungen Tochterkernen großenteils zwei Nukleolen aufzutreten [GERASSIMOFF <sup>1)</sup>].

### Fucus.

Diejenigen Verhältnisse, welche auf botanischem Gebiet sich am nächsten mit den Beobachtungen bei der Furchung der Copepoden berühren und thatsächlich auch von einem ihren Untersucher (STRASBURGER) in gleichem Sinne gedeutet worden sind, finden sich bei der Keimung von *Fucus*.

STRASBURGER <sup>2)</sup> und ebenso FARMER und WILLIAMS <sup>3)</sup> beobachteten bei *Fucus*, daß geraume Zeit nach der Vereinigung des zunächst linsenförmigen, auf Präparaten dunkel tingierten Spermakernes (Fig. F, a *sp*) mit dem Eikern sich in dem vom Spermakern

1) Vergl. zum Vorstehenden: C. E. OVERTON, Ueber den Conjugationsvorgang bei *Spirogyra*. Ber. d. bot. Ges., Bd. VI, 1888, p. 68; H. KLEBAHN, Ueber die Zygosporien einiger Conjugaten. Ebenda, p. 160. — Studien über Zygoten I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXII, 1891; J. GERASSIMOFF, Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. Soc. Nat. Moscou, No. 1, 1892, p. 18 und 19.

2) E. STRASBURGER, Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897 (Cytol. Studien Bonner bot. Inst.), p. 210 und 218, Taf. XVIII, Fig. 25—33.

3) J. B. FARMER, und J. LL. WILLIAMS, Contributions to our knowledge of the Fucaceae: their life-history and cytology. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B, Vol. CXC, 1898.

stammenden Abschnitt des Furchungskernes (Textfig. F, b *sp*) ein Kernkörperchen ausbildet, welches an Größe, an Schärfe des Umrisses und an Intensität der Färbung dem Kernkörperchen des Eikernes nachzustehen pflegt. Nun fand aber STRASBURGER,

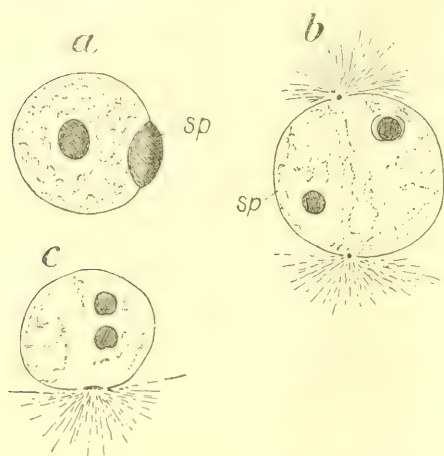


Fig. F. a—c. Keimung von *Fucus*. a Kernkopulation: *sp* Spermakern. b Erster Furchungskern. c Kern der Keimanlage (nach STRASBURGER).

zwei Kernkörperchen führen (Textfig.

Fc), „die durch diese ihre Zahl an die beiden Kernkörperchen erinnern, die man so häufig im Keimkern antrifft“. Nachdem nun bei anderen Objekten ein derartiger Zusammenhang

nachgewiesen werden konnte, wird man auch die von STRASBURGER angedeutete Anschauung für eine durchaus begründete erklären dürfen.

### Gefäßkryptogamen.

Vielleicht lohnt es sich, auch die Sporenbildung der Gefäßkryptogamen mit Bezug auf das Verhalten der Nukleolen einer Revision zu unterziehen. Wenigstens bildet CALKINS<sup>1)</sup> eine junge Spore von *Pteris* mit zwei symmetrisch gelegenen Nukleolen ab, und ebenso lassen verschiedene Bilder von GUIGNARD<sup>2)</sup>, welche die Sporenbildung eines Bärlapps (*Psilotum*) darstellen, eine paarige Anordnung der Nukleolen erkennen. Allerdings müßte hier, wie auch bei den Phanerogamen mit plurinukleolären Kernen, speciell darauf geachtet werden, wie sich ganz junge, eben gebildete Kerne in diesem Punkte verhalten, da selbstverständlich beim späteren Hinzutreten von adventiven Nukleolen etwa vorhandene Symmetrieverhältnisse vielfache Störungen erleiden können.

1) G. N. CALKINS, Chromatin-reduction and tetrad-formation in *Pteridophytes*. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 24, 1897, Tab. 296, Fig. 16.

2) L. GUIGNARD, L'origine des sphères directrices. Journ. de Bot., 1894, Tab. 2, Fig. 1, 2, 6, 7.

## Gymnospermen.

STRASBURGER<sup>1)</sup> giebt einige Figuren, welche die erste Teilung der Pollenmutterzelle von *Larix* darstellen und in den eben gebildeten Tochterkernen deutlich die Symmetrie der Nukleolarsubstanz erkennen lassen (Textfig. G), und ebenso stellt IKENO<sup>2)</sup> Archegoniumanlagen von *Cycas* dar, deren Kerne „während der ganzen Wachstumsperiode einen, selten zwei, sehr vakuolenreiche Nukleolen“ führen.

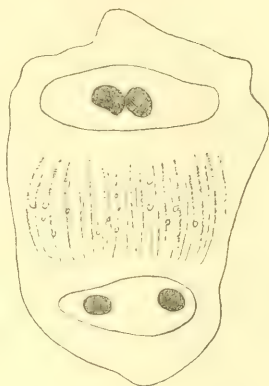


Fig. G. Teilung der Pollenmutterzelle von *Larix* (nach STRASBURGER).

## Angiospermen

Sowohl bei der Pollen-, als bei der Embryosackbildung der Angiospermen sind in jungen, eben gebildeten Tochterkernen vielfach 2 symmetrisch gelagerte Nukleolen beobachtet worden. Ich verweise auf Abbildungen bei ISHIKAWA<sup>3)</sup> (Pollenbildung von *Allium*), GUIGNARD<sup>4)</sup> (Pollenbildung von *Magnolia*), MOTTIER<sup>5)</sup> (Embryosackbildung von *Lilium Martagon* und *candidum*), SCHNIEWIND-THIES<sup>6)</sup> (Embryosackbildung von *Scilla*) und JUEL<sup>7)</sup> (Embryosackbildung von *Antennaria*).

1) E. STRASBURGER, Karyokinetische Probleme. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, Taf. III, Fig. 27—28.

2) S. IKENO, Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, Taf. VIII, Fig. 1. u. 2.

3) C. ISHIKAWA, Studies of reproductive elements. III. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum* L. J. Coll. Sc. Tokyo, Vol. X, 1897.

4) L. GUIGNARD, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Sc. nat., Bot., Sér. 8, T. V, 1898, Tab. XI, Fig. 21, 28.

5) D. M. MOTTIER, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1897, Taf. II, Fig. 1—2.

6) J. SCHNIEWIND-THIES, Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen, Jena 1901, Taf. II, Fig. 65—66.

7) H. O. JUEL, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Sv. Ak. Handl., Bd. XXXIII, 1900, Textfig. III b.

Von besonderem Interesse sind die Bilder von ISHIKAWA (Textfig. H), weil hier die Veränderungen der Nukleolarsubstanz

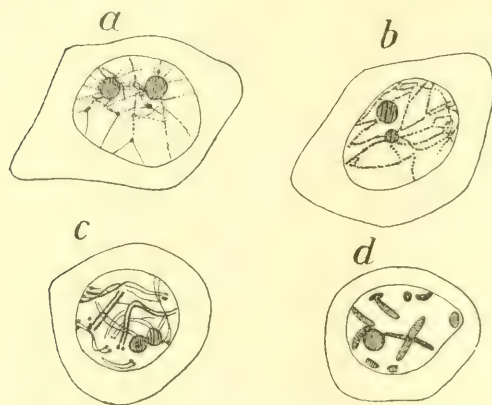


Fig. H, a—d. Pollenbildung von *Allium* (nach ISHIKAWA).

(Auftreten zweier primärer Nukleolen, ungleich rasches Wachstum derselben, Aneinanderlagerung und schließliche Verschmelzung) vollkommen parallel laufen den aufeinander folgenden

Umwandlungen des Chromatins (Knäuelbildung, Längsspaltung, Diakinese) und weil wir hier also die zeitliche Aufeinanderfolge der ersteren in

ähnlicher Weise kontrollieren können, wie dies z. B. im Hoden von *Heterocope* der Fall war.

Bezüglich der Embryosackbildung sei auf eine Figur von JUEL (Fig. J, a) hingewiesen, welche den Embryosack einer amphigon sich fortpflanzenden *Antennaria*-Art (*A. dioica*) darstellt. Man sieht zu oberst die beiden Synergiden (*sy*), darunter einen zweizelligen Embryo (*em*), noch weiter unten die ersten Teilungsprodukte des Centralkerns, des „sekundären Embryosackkerns“ (*en*), und am unteren Ende das durch Vermehrung der Antipodenzellen entstandene Antipodengewebe (*an*). Sowohl in den eben gebildeten Kernen des Embryos als in den durch Teilung des Centralkerns entstandenen ersten Endospermkernen ist die charakteristische Anordnung der Nukleolarsubstanz zu erkennen.

Die hier wiedergegebenen Verhältnisse finden ein sehr bemerkenswertes Gegenstück in den Bildern, welche MURBECK<sup>1)</sup> von der parthenogenetischen Embryobildung von *Alchemilla* gegeben hat (Fig. J, b). Während hier die Kerne des Embryos selber (*em*) stets nur einen Nucleolus zeigen, lassen zahlreiche Kerne der Endospermanlage (*en*) eine symmetrische Anordnung der Nuk-

1) Sv. MURBECK, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr., Bd. XXXVI, 1901.



leolarsubstanz erkennen. Dieser Gegensatz würde so zu erklären sein, daß bei den parthenogenetischen Formen die Embryonalkerne monogonen, dagegen die Endospermkerne amphigonen Ursprungs sind, insofern letztere dem durch Verschmelzung zweier Polkerne entstandenen Centralkern ihre Entstehung verdanken.

Eine schematische Reinheit zeigen allerdings die Verhältnisse bei *Alchemilla* deswegen nicht, weil durch das Auftreten von adventiven Nukleolen die Symmetrie vielfach verwischt erscheint.

Ganz ähnliche Verhältnisse fand ERNST<sup>1)</sup> im Embryosack von *Paris quadrifolia* (Einbeere). „Ein sicheres

Erkennungszeichen“ der Keimkerne sind hier die zwei vom Ei- und Spermakern herstammenden Nukleolen, „deren Vereinigung gar nie zu erfolgen scheint“, und in dem von ERNST abgebildeten Endospermkern sind, in Uebereinstimmung mit seinem dreikernigen Ursprung, drei Nukleolen zu sehen.

Auch in vegetativen pflanzlichen Geweben scheint sich nicht selten in jungen Kernen die auf einen Doppelbau hinweisende Symmetrie der Nukleolarsubstanz zu finden. So giebt ZIMMER-

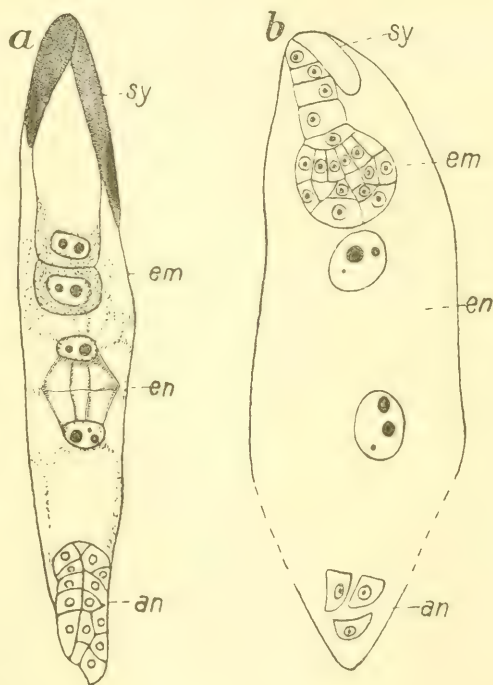


Fig. J. a Embryosack von *Antennaria dioica* (amphigon), b von *Alchemilla acutangula* (parthenogenetisch): sy Synergiden, em Embryo, en Endospermkern, an Antipodengewebe (a nach JUEL, b nach MURBECK). Um den Vergleich zu erleichtern, ist die Figur von JUEL entgegen ihrer natürlichen (anotropen) Anordnung orientiert worden.

1) A. ERNST, Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosacks und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* SALISB. Flora, Ergänzungsband 1902, Fig. 108 u. 120.

MANN<sup>1)</sup> zwei eben gebildete Tochterkerne aus einem jungen Blattstiel von *Calla* wieder, welche im Gegensatz zu den ruhenden Kernen zwei Nukleolen enthalten.

Noch eine Erscheinung ist hier zu besprechen, welche mit Rücksicht auf gewisse bei tierischen Objekten vorkommenden Verhältnisse von Interesse ist. Die Nährzellenschicht (Tapetenschicht, assise nourricière) der Pollensäcke ist nach GUIGNARD<sup>2)</sup> charakterisiert durch die Zweikernigkeit ihrer Elemente. Während nun gewöhnlich die beiden Kerne keine weitere Teilung eingehen, können sich dieselben nach GUIGNARD bei *Magnolia* gleichzeitig mit den Pollenmutterzellen teilen. Jeder der Kerne bildet eine zunächst pluripolare, dann bipolare Teilungsfigur, aber die beiden Figuren verschmelzen dann miteinander, und zwar so vollkommen, daß keine Spur von dem doppelten Ursprung zurückbleibt. Man wird schon durch dieses Verhalten bei der Teilung zu der Vermutung geführt, daß derartige Fälle von regelmäßiger Zweikernigkeit, wie sie namentlich in epithelialen Geweben häufiger vorkommen, eine besondere Form des gonomeren Zustandes darstellen.

### Plathelminthen.

Es wurde bereits oben erwähnt, daß nach den Untersuchungen von KLINCKOWSTRÖM, VAN DER STRICHT, FRANCOÏTE, GÉRARD und SCHOCKAERT die Reifungserscheinungen des Polycladeneies manche auffallende Ähnlichkeit mit derjenigen des Copepodeneies zeigen. Es wäre daher sehr erwünscht, das kerngeschichtliche Verhalten der Polycladeneier der ganzen Keimbahn entlang kennen zu lernen. Vorderhand kann nur auf eine Beobachtung von SCHOCKAERT<sup>3)</sup> hingewiesen werden, welcher in einer Eimutterzelle von *Thysanozoon* den Chromatinfaden in zwei getrennten Portionen angeordnet gefunden hat, sowie auf eine Mitteilung von VAN DER STRICHT<sup>4)</sup>, derzufolge der in Bildung begriffene weibliche Ge-

---

1) A. ZIMMERMANN, Ueber die chemische Zusammensetzung des Zellkerns, I. Zeitschr. wissenschaftl. Zool., Bd. XII, 1896, Taf. II, Fig. 25 u. 26.

2) L. GUIGNARD, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Sc. nat., Bot., Sér. 8, T. V, 1898, p. 200.

3) SCHOCKAERT, l. c. p. 122, Tab. 1, Fig. 2.

4) O. VAN DER STRICHT, Les ovocentres et les spermocentres de l'ovule de *Thysanozoon* Brocchi. Verh. Anat. Ges. 1897.

schlechtskern in auffälliger Weise die Zusammensetzung aus zahlreichen selbständig gebildeten Idiomeren erkennen läßt.

Verhältnisse, welche wieder sehr an die Veränderungen der Nukleolen im Hoden von *Diaptomus* und *Heterocope* erinnern, hat MONTGOMERY<sup>1)</sup> bei der Eibildung einer Nemertine, *Lineus gesserensis*, aufgefunden. MONTGOMERY giebt in der That auch für die betreffenden Bilder die, wie mir scheint, einzig mögliche Erklärung, daß „two nucleoli of nearly equal size are produced, either simultaneously or in succession, and these afterwards fuse together“.

### Ascaris.

Die Befunde bei den Copepoden stehen, wie dem Leser nicht entgangen sein wird, in engster Beziehung zu den Ergebnissen am *Ascarisei* und zu der Hypothese von der Individualität der Chromosomen. Ich darf wohl die Geschichte dieser Hypothese, ihre erste Aufstellung durch RABL und ihre definitive Begründung und Formulierung durch BOVERI als bekannt voraussetzen und will nur, indem ich auf die meisterhafte Darstellung bei WILSON<sup>2)</sup> verweise, einige wesentliche Punkte aus dem Thatsächlichen und Theoretischen kurz zusammenfassen.

BOVERI<sup>3)</sup> hatte bei den beiden Varietäten von *Ascaris megalocephala*, *A. m. bivalens* mit der Normalzahl von 4 und *A. m. univalens* mit der Normalzahl von 2 (Keimbahn-)Chromosomen, gewisse Unregelmäßigkeiten bei der Richtungskörperbildung gefunden, insbesondere solche Fälle, in denen nur ein einziger Richtungskörper gebildet wurde und infolgedessen im befruchtungsbereiten Eikern bei *A. bivalens* 4 (statt 2), bei *univalens* 2 (statt 1) Chromosomen auftreten. Die Thatsache nun, daß bei *A. bivalens* die überzähligen Chromosomen auch bei der Furchung wiederkehren, diene zusammen mit anderen Be-

1) TH. G. MONTGOMERY, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. Morph., Vol. XV, 1898, p. 450, Tab. XXIV, Fig. 163—172.

2) E. B. WILSON, The cell in development and inheritance, 2. Aufl., Newyork 1900, p. 294 ff.

3) Vergl. u. a. TH. BOVERI, Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, Festschr. f. KUPFFER, Jena 1899, p. 426, und: Merogonie (Y. DELAGE) und Ephebogenesis (B. RAWITZ), neue Namen für eine alte Sache, Anat. Anz., Bd. XIX, 1901, p. 171.

obachtungen als Stütze für die Hypothese von der Individualität der Chromosomen, durch welche ein genetischer Zusammenhang zwischen je einem der aus dem ruhenden Kern hervorgehenden mit einem bestimmten der in die Bildung des Kernes eingegangenen gefordert wird.

Die Hypothese von der Individualität der Chromosomen schließt selbstverständlich die Annahme einer fortdauernden Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernteile ein, und so hat denn schon BOVERI in seinem Referat über Befruchtung (1891) den Schluß gezogen, daß in allen vom befruchteten Ei abstammenden Zellen die Hälfte der Chromosomen väterlichen, die andere mütterlichen Ursprunges sei. Diese Folgerung hat, speciell für die Furchungszellen von *Ascaris*, eine Bestätigung erhalten durch den von HERLA<sup>1)</sup> und ZOJA<sup>2)</sup> geführten Nachweis, daß bei Bastardbefruchtung zwischen *A. bivalens* (♀) und *univalens* (♂) die Keimbahnkerne 3 Chromosomen enthalten, von welchen sich das eine auch noch in späteren Furchungsstadien durch seine geringere Größe und stärkere Krümmung als das väterliche ausweist.

Es ergibt sich aus dem Vorstehenden, daß hinsichtlich der Furchung ein enger Parallelismus zwischen den Befunden bei *Ascaris* und bei den Copepoden besteht, und dieser Parallelismus tritt um so mehr hervor, als nach HERLA<sup>3)</sup> wenigstens im Beginn des Zweizellenstadiums von *Ascaris* die Kerne aus 2 nahezu gesonderten Bläschen sich zusammensetzen können und nach CARNOY und LEBRUN<sup>4)</sup> die ruhenden Kerne desselben Stadiums offenbar sehr häufig je zwei Nukleolen enthalten. Wenigstens zeigt die ganze Figurenreihe Taf. II, Fig. 13—17 bei CARNOY und LEBRUN ausnahmslos dieses Verhältnis.

Auch außerhalb der Furchungsperiode scheinen in der Keimbahn von *Ascaris* die Zeichen des gonomeren Zustandes hervorzutreten. Wenigstens enthält auf einer die Keimzone des *Ascaris*-hodens darstellenden Figur von O. HERTWIG<sup>5)</sup> etwa ein Drittel

1) V. HERLA, Etude des variations de la mitose chez l'*Ascaride* mégalocephale. Arch. Biol., T. XIII, 1894, Fig. 16, 17, p. 455, 460.

2) R. ZOJA, Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris* megalcephala. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVII, 1896, Fig. 22 u. 32.

3) HERLA, l. c. p. 446, Taf. XVI, Fig. 28—29.

4) J. B. CARNOY und H. LEBRUN, La fécondation chez l'*Ascaris* megalcephala. La Cellule, T. XIII, 1897.

5) O. HERTWIG, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890, Taf. IV, Fig. 8.



der Kerne 2 Nukleolen. Die Untersuchung des Hodens von jugendlichen Individuen wird leicht ergeben, ob hier ähnliche Regelmäßigkeiten vorliegen, wie bei Heterocope und anderen Objekten.

### Anneliden.

In den Ektodermkernen des Ophryotrocha-Embryos habe ich <sup>1)</sup> „mehrere, sehr häufig zwei Nukleolen“ vorgefunden, und KORSCHOLT <sup>2)</sup> hat im Mitteldarm von Ophryotrocha Doppelkerne und Kerne mit 2 Nukleolen gesehen, die indessen, nach der Ansicht dieses Forschers, nur als Stadien einer amitotischen Teilung aufzufassen wären. Auch MONTGOMERY <sup>3)</sup> beschreibt für die Ovogonien eines anderen Annelids, Polydora, einen eigentümlichen Teilungsprozeß, welcher mit einer Teilung des Nucleolus und der Bildung doppelkerniger Zellen verbunden sein soll. Aus seinen Figuren <sup>4)</sup> geht jedenfalls so viel hervor, daß die Kerne der Ovogonien häufig 2 symmetrisch gelagerte Nukleolen aufweisen.

Zu erwähnen ist noch in diesem Zusammenhang der ausgesprochen idiomere Zustand, welchen nach MEAD <sup>5)</sup> der weibliche Geschlechtskern und die Furchungskerne des Zweizellenstadiums von Chaetopterus bei ihrer Bildung aufweisen.

### Echinodermen.

Bei der Furchung eines Seeigels (*Toxopneustes lividus*) hat bereits FOL <sup>6)</sup> idiomere und gonomere Kernzustände aufgefunden, und neuerdings hat BOVERI <sup>7)</sup> von *Echinus microtuberculatus* eine

1) V. HÄCKER, Pelagische Polychätenlarven. Zur Kenntnis des Neapler Frühjahrs-Auftriebs. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXII, 1896, Taf. IV, Fig. 17 und 17a.

2) E. KORSCHOLT, Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX, 1895, Taf. XXVIII, Fig. 10—18.

3) MONTGOMERY, l. c. p. 457.

4) l. c., Tab. XXVIII, Fig. 257—260.

5) A. D. MEAD, The origin and behaviour of the centrosomes in the Annelid egg. J. Morph., Vol. XIV, 1898, Taf. XVIII, Fig. 36 bis 38, Taf. XIX, Fig. 49.

6) H. FOL, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'énogénie chez divers animaux. Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève, T. XXVI, 1879, Tab. VI, Fig. 15—17 (Idiomerie) und Tab. 7, Fig. VII (Gonomerie).

7) TH. BOVERI, Zellenstudien. Heft 4: Ueber die Natur der Centrosomen, Jena 1901.

Anzahl von Bildern gegeben, auf welchen die aus den Chromosomen entstandenen Gruppen von Kernbläschen zu sehen sind.

### Arthropoden.

Sehr zahlreich sind bei den Arthropoden die Fälle, in denen wir auf die Anzeichen des gonomeren Zustandes der embryonalen und Keimbahnkerne stoßen. Hierher gehören die Genitalanlage eines parasitischen Copepoden, *Lernaea branchialis* [PEDASCHENKO<sup>1)</sup>], der Keimstreif von *Oniscus* und *Mysis* [R. S. BERGH<sup>2)</sup>], die Keimzone im Hoden der Maulwurfsgrille, *Gryllotalpa* [VOM RATH<sup>3)</sup>, Fig. M], und des Brombeerspinners, *Gastropacha rubi* (VON LA VALETTE ST. GEORGE<sup>4)</sup>], die Endkammern der Eiröhren der Bienenkönigin [PAULCKE<sup>5)</sup>], die Genitalanlage des Skorpions [BRAUER<sup>6)</sup>]. Bei allen diesen Objekten zeigen die Kerne mit größerer oder geringerer Regelmäßigkeit zwei Nukleolen, und es ist nicht daran zu zweifeln, daß die Regelmäßigkeit in Wirklichkeit eine noch vollständigere ist als auf den meistens nach Schnitten wiedergegebenen Bildern.

Mit dem gonomeren Zustand der Keimbahnkerne ist auch der Doppelbau zu vergleichen, welchen nach PETRUNKEWITSCH<sup>7)</sup> im unbefruchteten Bienenei (Drohnenei) die Abkömmlinge des „Richtungskopulationskerns“ zeigen, d. h. des durch Verschmelzung der 2 inneren Richtungskörper entstandenen Gebildes.

1) D. PEDASCHENKO, Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersb., T. XXVI, 1898, Tab. I, Fig. 34, D—F.

2) R. S. BERGH, Ueber die relativen Teilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. Entw.-Mech., Bd. II, 1895, Taf. IXX, Fig. 4 u. 6.

3) O. VOM RATH, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* LATR. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1892, Taf. V, Fig. 9.

4) VON LA VALETTE ST. GEORGE, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (*Bombyx mori*). Arch. mikr. Anat., Bd. L, 1897, Taf. XXXVIII, Fig. 1, Taf. XII, Fig. 1 u. 2.

5) W. PAULCKE, Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. XIV, 1890.

6) A. BRAUER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVII, 1894, Taf. XX, Fig. 33.

7) A. PETRUNKEWITSCH, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. XIV, 1901, Taf. IV, Fig. 23.

Schließlich sind hier gewisse Erscheinungen zu erwähnen, welche allerdings mit den in Frage stehenden Verhältnissen nicht direkt zu vergleichen, aber doch höchst wahrscheinlich in einen engeren Zusammenhang zu bringen sind, nämlich die viel besprochenen Doppelkerne im Ovarium der Hemipteren.

Fig. K.

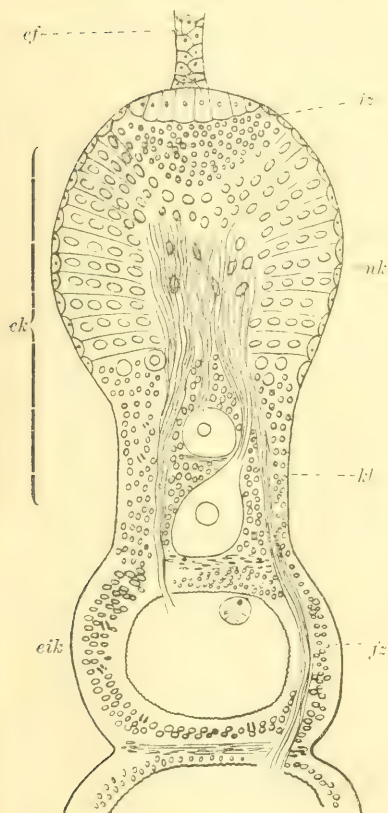


Fig. L.

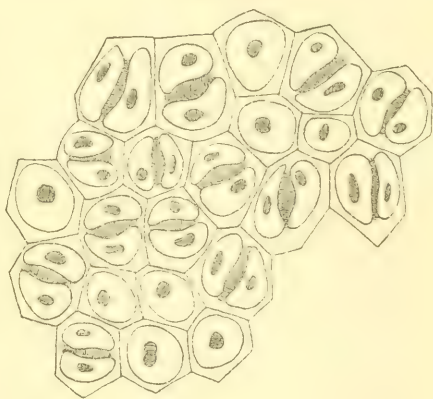


Fig. M.

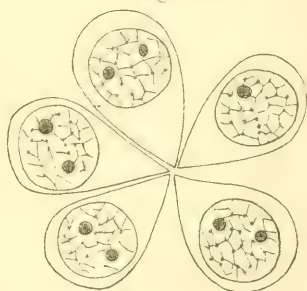


Fig. K. Ovarium eines Hemipterons (nach GROSS). *ef* Endfaden, *ek* Endkammer (*iz* Zone der indifferenten Zellen, *nk* Nährkammer, *kl* Keimlager), *eik* Eikammer (*fz* Follikelzellen).

Fig. L. Doppelkerne aus dem Epithel eines älteren Eifaches eines Hemipterons (nach PREUSSE).

Fig. M. Rosette von Samenmutterzellen von *Gryllotalpa* (nach VOM RATH).

Schon PAUL MAYER (1874), E. VAN BENEDEN (1876) und KORSCHOLT (1887) hatten im Follikel-epithel des Hemipteren-Ovariums doppelte Kerne aufgefunden, und von letzterem ist bereits

die Vermutung ausgesprochen worden, daß dieses Vorkommen auf Teilungszustände der Zelle hindeute.

In letzter Zeit ist dann von drei verschiedenen Seiten, von PREUSSE<sup>1)</sup>, einem Schüler KORSCHOLT's, von DE BRUYNE<sup>2)</sup> und von GROSS<sup>3)</sup>, einem Schüler H. E. ZIEGLER's, der Gegenstand wieder aufgenommen worden, und zwar haben die genannten Forscher, ausgehend von der Voraussetzung, daß es sich hier um amitotische Kernteilungen handle, sämtlich die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Amitose im Auge gehabt.

Es soll hier zunächst an der Hand einer von GROSS gegebenen Figur (Fig. K) einiges über den Bau des Hemipteren-Ovariums vorausgeschickt werden. Die einzelne Eiröhre der Hemipteren gliedert sich in den Endfaden (*ef*), die Endkammern (*ek*), und die Eikammern (*eik*). In der vom Endfaden scharf abgesetzten Endkammer lassen sich wieder drei aufeinander folgende Bezirke unterscheiden. Der erste wird gebildet von einer Zone von gleichartigen, indifferenten Zellen (*iz*). Im mittleren, als Nährkammer (*nk*) bezeichneten Abschnitt findet man zu äußerst eine epithelartig angeordnete Schicht von Zellen, welche wohl als Matrix der Tunica propria zu betrachten ist (Gross), weiter nach innen folgen die Nährzellen, und im Centrum der Nährkammer befindet sich ein von einer amorphen Masse erfüllter Raum, dessen Inhalt durch Auflösung der zerfallenden Nährzellen seine Entstehung nimmt und den jungen Eiern als Nährmaterial dient. Im dritten Bezirk der Endkammer, dem Keimlager (*kl*), finden sich abermals kleinzellige Elemente und dazwischen die jungen Eier, welche durch „Dotterstränge“ mit dem centralen Raum der Nährkammer in Verbindung stehen.

Bezüglich des genetischen Zusammenhanges der verschiedenen Elemente stimmen die neueren Autoren darin überein, daß von den indifferenten Zellen (*iz*) des Anfangsabschnittes der Endkammer sowohl die Matrixzellen und Nährzellen, als auch die Eizellen abstammen. Dagegen gehen aus den kleinzelligen Elementen des Keimlagers, welche nach KORSCHOLT, PREUSSE und DE BRUYNE

1) F. PREUSSE, Ueber die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIX, 1895.

2) C. DE BRUYNE, Contribution à l'étude physiologique de l'amitose. Livre jubil. dédié à CH. VAN BAMBEKE, Brux. 1899.

3) J. GROSS, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXIX, 1900.



(l. c.) ebenfalls von den indifferenten Zellen des Anfangsabschnittes herkommen, die Follikelzellen (*fz*) hervor. Diese letzteren liefern, ehe sie ihre eigentliche Tätigkeit, die Bildung der Eischale beginnen, gleichfalls Dottersubstanz für die wachsenden Eier, aber nicht durch Auflösung, sondern durch Sekretion, wobei die Zelle in ihrem Bestande erhalten bleibt (GROSS).

Wie gestaltet sich nun in den verschiedenen Abschnitten der Eiröhre die Verteilung einerseits der Mitosen, andererseits der von den Autoren mit amitotischen Vorgängen in Zusammenhang gebrachten Doppelkerne?

Wenn gemäß den Anschauungen von FLEMMING, H. E. ZIEGLER und vom RATH den Amitosen wirklich nur ein degenerativer Charakter zukommt, so werden im Hemipteren-Ovarium von vornherein nur in den Nährzellen und in den Follikelzellen Amitosen zu erwarten sein. Dagegen müßten sich speziell die indifferenten Zellen im Anfangsabschnitt der Endkammer nur auf mitotischem Wege teilen. Ebenso würde zu erwarten sein, daß die kleinzelligen Elemente des „Keimlagers“ sich nur mitotisch vermehren, da ihnen als Mutterzellen des Follikelepithels ein regenerativer Charakter zukommt.

Nach den Ergebnissen von DE BRUYNE und GROSS würde sich die Sache thatsächlich so verhalten. Dagegen hatte PREUSSE im Anfangsabschnitt der Eikammern ungefähr gleich viel Amitosen und Mitosen und im Keimlager fast ausschließlich Amitosen vorgefunden. PREUSSE war denn auch zu dem Schluß gekommen, daß die Amitose im Ovarium der von ihm untersuchten Hemipteren eine wichtige funktionelle Bedeutung habe, indem sicherlich eine größere Anzahl von Generationen nacheinander auf diese Weise gebildet werde.

Es kann hier davon ganz abgesehen werden, wer von den genannten Autoren bezüglich der Verteilung und Bedeutung der Amitosen im Hemipteren-Ovarium im Recht ist. Dagegen läßt sich die Frage aufwerfen, ob die geschilderten Amitosen wirkliche direkte Teilungen im REMAK'schen und FLEMMING'schen Sinne darstellen und ob sie nicht gewisse Beziehungen zur Gonomerie der Kerne haben.

Es ist zunächst zu sagen, daß keiner der drei neueren Autoren mit Sicherheit feststellen konnte, daß der Kerndurchschnürung auch eine Zellteilung folge. DE BRUYNE und GROSS bestreiten sogar das Vorkommen einer solchen aufs entschiedenste. Es dürfte demnach auch die Ansicht DE BRUYNE's richtig sein, wonach die Bedeutung dieser Kernverdoppelung in einer Ver-

größerung der Berührungsfläche zwischen Kernsubstanz und Cytoplasma liege.

In zweiter Hinsicht ist zunächst auf die ganz außerordentliche Ähnlichkeit der „amitotischen“ Bilder des Hemipteren-Ovariums (Textfig. L) mit den gonomeren Kernen von Cyclops, Diaptomus und Crepidula hinzuweisen, namentlich auf die Uebereinstimmung in der Anordnung der nukleolären Substanz. Allerdings geben in letzterer Beziehung die Untersucher des Hemipteren-Ovariums übereinstimmend an, daß die verschiedenen Bilder in der Weise miteinander zusammenhängen, daß die Teilung der Kerne genau im Sinne des REMAK'schen Schemas mit einer Durchschnürung des Kernkörpers beginne, daß dann die beiden Tochter nukleolen auseinanderrücken, der Kern sich seinerseits durchschnüre und schließlich in zwei mit je einem Kernkörper ausgestattete Hälften zerfalle.

Ich möchte nun auch keineswegs, vor einer erneuten Untersuchung des Gegenstandes, es als ausgeschlossen betrachten, daß der Vorgang den hier geschilderten Verlauf nimmt, sowenig mir auch die Durchschnürung eines Kernkörpers, also einer nach meiner Ansicht unorganisierten Substanzmasse, einleuchtend ist und sowenig mich die gegebenen Situationsbilder (vgl. DE BRUYNE, l. c., Taf. II, Fig. 9) davon überzeugen, daß die oben aufgezählten Phasen der Kerndurchschnürung sich wirklich auch mit den hintereinander folgenden Zonen der Endkammer decken. Vielmehr möchte ich hier nur so viel sagen: welches auch die Entstehung der Doppelkerne des Hemipteren-Ovariums sei — mögen dieselben primär, d. h. in den Telophasen der Kernteilung, oder erst nachträglich, auf Grund der Durchschnürung eines zunächst einheitlichen Kernes ihre Entstehung nehmen — jedenfalls könnte die Frage erwogen werden, ob nicht die beiden Halbkerne den Gonomeren der Keimbahnkerne anderer Formen entsprechen. Es würde dabei ins Gewicht fallen, daß ja die Doppelkerne des Hemipteren-Ovariums gleichfalls von Keimbahnkernen ihre Abstammung herleiten und also sozusagen ein besonderes Anrecht auf den gonomeren Zustand haben.

Wie dem auch sein mag, jedenfalls scheint es mir von großem historischen Interesse zu sein, daß heute noch, 50 Jahre nach der Aufstellung des REMAK'schen Schemas, die Wirkung desselben eine so nachhaltige ist, daß keiner der Untersucher des Hemipteren-Ovariums überhaupt mit der Möglichkeit rechnete, es könnten die verschiedenen Phasen der Doppelkerne (vergl. Textfig. L) nicht

im Sinne einer Kernzerlegung, sondern in dem einer allmählichen Verschmelzung aneinander zu fügen sein.

### Mollusca.

Der gonomere Zustand der Furchungskerne des *Crepidula*-Eies, insbesondere das Verhalten der Nukleolen, wurde bereits früher ausführlich besprochen und durch Wiedergabe von CONKLIN's Abbildungen illustriert. Auch in den jungen Einmutterzellen mancher Pulmonaten und Lamellibranchier scheint, wie aus der Darstellung von LIST<sup>1)</sup>, OBST<sup>2)</sup> und LINVILLE<sup>3)</sup> ersichtlich ist, häufig eine symmetrische Anordnung der Nukleolarsubstanz zu Tage zu treten.

### Tunicata.

Für das Ei von *Cionia intestinalis* hat GÓLSKI<sup>4)</sup> neuerdings einen gonomeren Zustand der Kerne des Zweizellenstadiums beschrieben.

### Selachier.

RÜCKERT<sup>5)</sup> fand bei der Furchung von *Torpedo* die Kerne vielfach aus zwei Unterabteilungen zusammengesetzt, „die ihrem ganzen Verhalten nach sehr wohl als die väterliche und mütterliche Hälfte des Kernes angesprochen werden können“. Freilich besitzen auch einige Merocytenkerne, die nach RÜCKERT von überzähligen Spermakernen abstammen und demnach nur väterliche Kernsubstanz enthalten, einen solchen Doppelbau. Indessen würde derselbe nach RÜCKERT auf nachträgliche Verschmelzung zweier Schwesterkerne zurückzuführen sein.

1) TH. LIST, Beiträge zur Chemie der Zelle und der Gewebe. I. Ueber die Färbung tierischer Gewebe mit Berlinerblau. Mitt. Zool. Stat. Neap., Bd. XII, 1896, Taf. XXII, Fig. 4, 6, 19.

2) P. OBST, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXVI, 1899, Taf. XII, Fig. 11.

3) H. R. LINVILLE, Maturation and fertilization in Pulmonate Gastropods. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. XXXV, 1900, Taf. IV, Fig. 25.

4) ST. GÓLSKI, Reifung und Befruchtung der Eier von *Cionia intestinalis* F. Bull. Ac. Sci. Crac., 1899. Die ausführliche Arbeit ist polnisch geschrieben.

5) J. RÜCKERT, Die erste Entwicklung der Eier der Elasmobranchier. Festschr. für KUPFFER, Jena 1899, p. 619, 651, Tab. LV, Fig. 31.

BEARD<sup>1)</sup> hat sodann in den „germ-cells“ von Raja auch noch nach dem Ablauf der Furchung und selbst noch in jungen Embryonen „a bilobed or twin nature“ der Kerne beobachtet, so daß also hier, gerade so wie bei den Copepoden, der Doppelbau der Kerne sich nach der Furchung vorzugsweise auf die Keimbahn beschränken würde. Auch die Abbildungen, welche A. H. SCHMIDT<sup>2)</sup> von den Ei- und Follikelzellen der Embryonen und Jungen verschiedener Selachier (Torpedo, Raja, Acanthias) gegeben hat, weisen vielfach 2 Nukleolen in der für den gonomeren Zustand typischen Anordnung auf.

### Amphibien.

Die Furchungskerne der Urodelen (Siredon, Triton) passieren, wie aus den Darstellungen von BELLONCI, KÖLLIKER und VAN DER STRICHT<sup>3)</sup> hervorgeht, einen ausgesprochen idiomeren und vielfach wohl auch einen gonomeren, zweiblasigen Zustand, und ebenso sind auf den übrigen Strecken der Keimbahn hierher gehörige Dinge zu beobachten.

Es ist bekannt, daß von einer Reihe von Autoren (VON LA VALETTE ST. GEORGE, NUSSBAUM, FLEMMING, C. K. HOFFMANN, HERMANN, MEVES, VOM RATH u. a.) sowohl in den jüngsten, nicht differenzierten Genitalanlagen der Urodelen, als auch im Hoden und Ovarium der erwachsenen Urodelen und Anuren mit Regelmäßigkeit sehr verschieden geformte Kerne gefunden worden sind: maulbeerförmige, polymorph-gelappte, zweilappige, hantelförmige, Loch- und Doppelkerne<sup>4)</sup> (vergl. Textfig. N—P). Die Deutung, welche den betreffenden Bildern gegeben wurde, war eine sehr verschiedene, und es hat sich darüber eine hartnäckige Diskussion entsponnen. Mit großer Entschiedenheit hat insbesondere vom

1) J. BEARD, The morphological continued of the germ-cells in Raja batis. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900, p. 467, 469.

2) A. H. SCHMIDT, Onderzoekingen betreffende het ovarium der Selachii, Leiden 1898, Fig. 14, 21, 36, 65—67.

3) Vergl. insbesondere O. VAN DER STRICHT, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bull. Ac. R. Belg., 3. Sér., T. XXIII, 1892, Fig. 15, 2, 5.

4) Vergl. die Zusammenstellung der Litteratur bei O. vom RATH, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVII, 1893, p. 159 ff. — Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Koptes von Anilocra etc. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX, 1895.



RATH den Satz verfochten, daß die maulbeerförmigen und polymorphen Kerne, welche sich im Sexualapparat der Amphibien finden, nicht in den Entwicklungszyklus der Samen- und Eizellen gehören, sondern degenerierende Elemente darstellen, bei welchen von einem späteren Ausglätten der Einbuchtungen und einem Uebergang zur Mitose nicht die Rede sein könne. Auch die Entstehung der Ring- oder Lochkerne wurde auf abnorme Vorgänge zurückgeführt und das Auftreten der Hantel- und Doppelkerne mit amitotischen Vorgängen in Zusammenhang gebracht.

Fig. N.

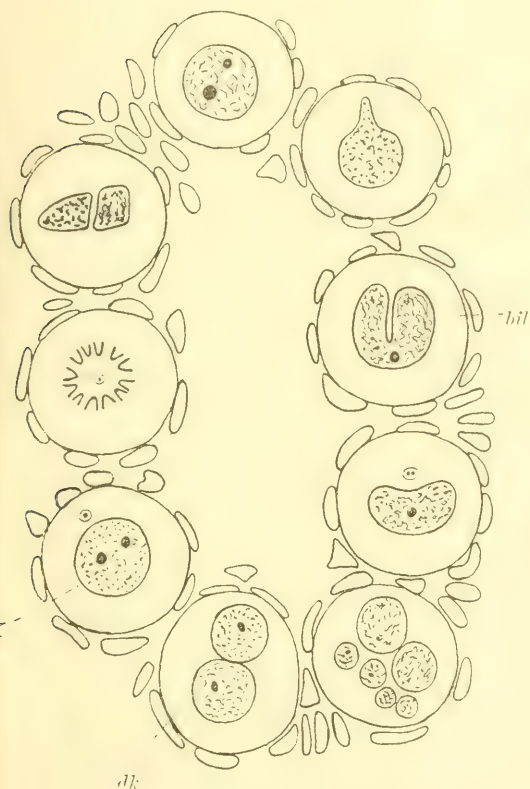


Fig. O.

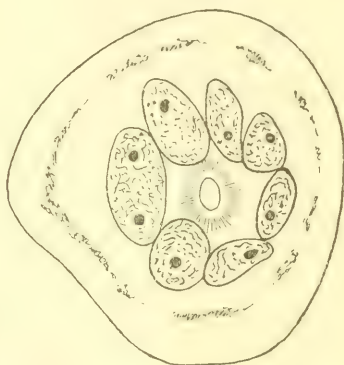


Fig. P.

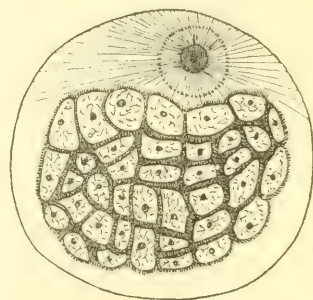


Fig. N. Querschnitt durch die Genitalanlage einer Salamanderlarve (nach vom RATH). *K* Kern mit 2 Nukleolen, *bil* zweilappiger Kern, *dk* Doppelkern.

Fig. O. Ringkern aus dem Regenerationsfeld des Salamanderhodens (nach vom RATH).

Fig. P. „Vielkernige“ Sexualzelle aus dem Hoden von *Bufo vulgaris* (nach vom RATH).

Wenn nun schon durch das Auftreten aller dieser Kernformen in ganz jungen, noch nicht differenzierten Genitalanlagen die Annahme sehr unwahrscheinlich gemacht wird, daß wir es hier mit Degenerationserscheinungen zu thun haben, so sprechen noch verschiedene andere Beobachtungen direkt gegen die Auffassung vom RATH's. Insbesondere konnten BELLONCI und MEVES<sup>1)</sup> für die Spermatogonien der Urodelen den Nachweis führen, daß die Ring- oder Lochkerne normalerweise auf dem Wege der Mitose entstehen, indem an den Tochterkernen die Membranbildung sehr früh und zwar nicht bloß am äußeren Kernumfang, sondern auch im Unkreis des von der Centralspindel eingenommenen Kernbinnenraumes beginnt, und auch für die maulbeerförmigen Kerne machen die bei der Furchung der Urodelen-Eier sich vorfindenden analogen Bilder einen Zusammenhang mit normalen, mitotischen Prozessen wahrscheinlich.

Wenn aus diesen und verschiedenen anderen Gründen an degenerative Vorgänge und amitotische Teilungen wohl nicht zu denken ist, so fragt es sich, wie dieses regelmäßige Nebeneinander-vorkommen so verschiedenartiger, abweichender Kernformen zu erklären ist, und ob wir es hier mit besonderen, auf die Amphibien beschränkten Erscheinungen zu thun haben. Eine Durchsicht der von den verschiedenen Autoren gegebenen Bilder lehrt nun ohne weiteres, daß in den Sexualzellen der Amphibien keine einzige Kernform auftritt, welche nicht auch bei der normal verlaufenden Furchung der Copepoden und anderer Tiere wiederkehren würde. So sind die „Maulbeerformen“, wie sie sich namentlich ausgeprägt im Hoden der Kröte (*Bufo vulgaris*) finden (Textfig. P), sowie ein Teil der „Ring- und Lochkerne“ (Textfig. O) als idiomere Kernzustände zu deuten, andere „Ring- und Lochkerne“ und ebenso die polymorph gelappten und zerklüfteten Kerne zeigen die allmähliche Verschmelzung der Idiomeren, während die hantelförmigen, zweilappigen (Textfig. N *bl*) und Doppelkerne (Textfig. N *dk*) den reinen gonomeren Zustand repräsentieren. Auch abgerundete Kerne mit 2 Nukleolen finden sich speciell auf den Abbildungen vom RATH's zahlreich vor und sind von dem Verfasser ausdrücklich vermerkt worden (Textfig. N *K*).

1) Vergl. insbesondere F. MEVES, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1896, Taf. I, Fig. 14 u. a.

Auch in den Epidermiszellen der Urodelenlarven treten polymorphe Kerne in regelmäßiger Weise auf, und schon VAN DER STRICHT<sup>1)</sup> hat, wie mir scheint, mit vollem Recht hervorgehoben, daß diese gelappten Kernformen im letzten Stadium der Mitose entstehen, und daß die lappigen Vorsprünge den einzelnen Chromosomen entsprechen, die Chromosomen also während der Ruheperiode ihre Individualität bewahren. Auch hier kommen übrigens die Grenzzustände der Idiomerie und Gonomerie, nämlich abgerundete Kernformen mit regelmäßig 2 Nukleolen, zur Beobachtung. Der Güte von Herrn Dr. PETRUNKEWITSCH verdanke ich einige Präparate von der Cornea der Siredon-Larve, welche besonders instructive Verhältnisse darbieten (Taf. XX, Fig. 44).

In der beigegebenen Fig. 44 ist die Einstellung auf die kleineren, dunkleren Kerne und die Zellgrenzen der oberen Schicht erfolgt, während die großen, hellen Kerne der unteren Schicht als durchschimmernd zu denken sind. Zu der letzteren gehört auch der in der Mitte der Figur gelegene Knäuel. Im unteren Teil der Figur ist ein Leukocyt zu sehen, der sich zwischen den beiden Zellschichten hindurchdrängt und dabei einen Kern der oberen Schicht tief einfurcht, so daß derselbe in zwei durch die dünne, gestreifte Membran getrennte Stücke zerlegt erscheint. Die Kerne der oberen Schicht sind häufig gelocht, die der unteren zweilappig, herzförmig oder nierenförmig. Nahezu sämtliche Kerne enthalten 2 Nukleolen, nur in einigen besonders großen, vielleicht durch Verschmelzung entstandenen Kernen der unteren Schicht (Fig. 44a) sind vier gleich große Nukleolen und in einigen wenigen Kernen ein einziger, dann besonders großer Kernkörper zu beobachten. In der Mehrzahl der Fälle sind die beiden Nukleolen symmetrisch auf den Kernraum verteilt (b), doch sieht man in den großen blassen Kernen der unteren Schicht nicht selten, daß sich die beiden Nukleolen innerhalb der einen Kernhälfte einander mehr oder weniger genähert haben (c, d).

Ich glaube, daß die betreffenden Bilder nicht anders gedeutet werden können, als daß hier ein gonomerer Kernzustand vorliegt. Daß es sich speciell bei den eingeschnürten Kernen (b, c) nicht um amitotische Zustände handelt, geht daraus hervor, daß sich die betreffenden Kerne noch in diesem eingeschnürten Zustand zur Mitose vorbereiten, wie der in der Mitte der Figur gelegene Knäuel zeigt. Im übrigen geht aus der Thatsache, daß sich außer zahl-

1) l. c. p. 44 und 49.

reichen Mitosen und den erwähnten Riesenkernen überhaupt nur binukleoläre Kerne vorfinden, mit Sicherheit hervor, daß hier der so gekennzeichnete gonomere Zustand während der ganzen, zwischen zwei Teilungsschritten liegenden Ruhephase aufrechterhalten wird.

Nach allem Bisherigen glaube ich, daß die Ansicht derjenigen Autoren, welche in den abweichenden Kernformen der Sexual- und Epidermiszellen der Amphibien keine Degenerationsformen sehen (HERMANN, MEVES, VAN DER STRICHT), vollkommen richtig ist und daß wir es hier mit idiomeren und gonomeren Kernphasen zu thun haben. Inwieweit das Auftreten derartiger Kernformen durch die Wirkung äußerer Faktoren begünstigt wird und inwieweit hier vielleicht Verhältnisse, die gerade noch auf der Grenze zwischen physiologischen und pathologischen Zuständen schwanken, in Betracht kommen, darüber möchte ich mich in keine weiteren Erörterungen einlassen. Ich möchte nur bemerken, daß ich auch bei meinen an Cyclops-Eiern angestellten Aetherisierungsversuchen<sup>1)</sup> thatsächlich eine Wirkung äußerer Bedingungen auf die Dauer und das stärkere Hervortreten des idiomeren und gonomeren Kernzustandes feststellen konnte.

### Säuger (Mensch).

Es sei hier zum Schluß einer Arbeit von WINIWARTER<sup>2)</sup> gedacht, welche in erster Linie eine außerordentlich sorgfältige Darstellung der embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Kaninchen-Ovariums mit besonderer Berücksichtigung der kerngeschichtlichen Verhältnisse giebt. Es ist von großem Interesse, zu sehen, wie ganz allgemein schon die Veränderungen der Kernstruktur beim Uebergang zum Keimbläschenstadium mit den entsprechenden Vorgängen bei Wirbellosen, speciell bei den Copepoden, übereinstimmen, wie insbesondere auch die Synapsisphase mit allen ihren Eigentümlichkeiten durchlaufen wird und die zuerst für die Copepoden festgestellte frühzeitige Längsspaltung hervortritt.

Soweit nun aus dem Text und aus den Schnittbildern ersichtlich ist, zeigen auch beim Kaninchen die Kerne der Eimutterzellen mindestens sehr häufig zwei symmetrisch gelagerte Anhäufungen

1 V. HÄCKER, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900.

2) H. v. WINIWARTER, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (lapin et homme). Arch. Biol., T. XVII, 1900.



von Nukleolarsubstanz. Im speciellen weisen die Kerne unmittelbar vor und nach der Synapsis, wie auch im Text ausdrücklich hervorgehoben wird, zwei voluminöse Nukleolen auf<sup>1)</sup> und ebenso scheint auch noch nach der Synapsis die Nukleolarsubstanz häufig an zwei opponierten Stellen des kugeligen Kernraumes angeordnet zu sein<sup>2)</sup> (Textfig. Q, a).

Ganz analoge Bilder erhielt WINIWARTER bei einem 7 Monate alten menschlichen Foetus, der durch Operation excidiert worden war und dessen Ovarien mit FLEMMING'scher Lösung und Sublimat tadellos konserviert werden konnten. Auch hier scheinen sich die Nukleolen bei den aus der Synapsisphase hervorgegangenen Kernen an zwei opponierten Punkten des Kernraumes zu bilden und dann miteinander zu verschmelzen<sup>3)</sup> (Textfig. Q, b und c).

Werfen wir einen Rückblick auf das hier zusammengestellte Vergleichsmaterial. Ich glaube soviel sagen zu können, daß auch dann, wenn einzelne der herangezogenen Beispiele auf Grund einer Nachprüfung in Wegfall kommen müssen, die Gesamtheit der Beobachtungen mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß der gonomere Kernzustand der sexuellen und epithelialen Zellen im Tier- und Pflanzenreich eine außerordentlich weite Verbreitung besitzt.

Es ist richtig, daß sich dieser Satz nur zum Teil auf das Vorkommen von wirklich zweiteiligen Kernen und zu einem noch kleineren Teile auf einen nachweisbaren genetischen Zusammenhang dieser Kernbeschaffenheit mit dem Befruchtungsvorgang stützen



Fig. Q a—c. a Keimbläschen aus dem Ovarium des Kaninchens, b aus dem eines menschlichen Foetus (nach v. WINIWARTER).

1) l. c. p. 87, Taf. IV, Fig. 12c, Taf. VI, Fig. 21—23.

2) l. c. Taf. VI, Fig. 40—41.

3) l. c. Taf. VII, Fig. 89, 87 u. a.

läßt. Aber nachdem bei einer Reihe von Objekten (*Diaptomus*, *Cyclops*, *Crepidula*) das Auftreten von zwei Nukleolen in jungen, kugeligen oder scheibenförmigen Kernen als sicheres Kriterium für den Doppelbau nachgewiesen werden konnte, dürften die Bilder mit binukleolären Kernen kaum minder entscheidend sein als das Vorkommen von eigentlichen Doppelkernen, und gerade sie sind es ja, die durch ihre charakteristische Gleichartigkeit und ihr regelmäßiges Auftreten sich besonders auffällig machen und den früheren Untersuchern auch sicher aufgefallen wären, wenn nicht deren Aufmerksamkeit sich auf andere Kern- und Zellgebilde konzentriert hätte.

Ich möchte gleich hier betonen, daß der Wert des fraglichen Kriteriums vollkommen unabhängig ist von den Anschauungen, welche man bezüglich der Natur der Nukleolen vertritt.

Zoologischerseits sind, wie bekannt sein dürfte, hauptsächlich zwei Theorien bezüglich der Bedeutung der Nukleolen Gegenstand einer weiteren Diskussion geworden, die vom Verf. 1895<sup>1)</sup> aufgestellte und seither in mehreren Schriften verteidigte Kernsekrettheorie und die an die Namen O. HERTWIG<sup>2)</sup>, R. HERTWIG<sup>3)</sup> und CARNOY<sup>4)</sup> anknüpfende Transportations- oder besser Nukleinspeicher-Theorie.

Ersterer zufolge sind die Nukleolen speciell des Keimbläschens nicht organisierte, nukleäre, bei der Thätigkeit der chromatischen Substanz oder, wie ich jetzt sagen möchte, der Kerngerüstsubstanzen sich abscheidende Stoffwechselprodukte, welche noch während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Kernsekret in gelöster oder ungelöster Form aus dem Kernraum entfernt werden.

Nach dieser Theorie würde das Verhalten der Nukleolen in gonomeren Kernen so zu erklären sein, daß in den jungen, eben gebildeten Kernen, entsprechend der Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernbezirke, die Nukleolarsubstanz zunächst an

1) Die Vorstadien der Eireifung, Arch. mikr. Anat., Bd. XLV, 1896, p. 246; Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, p. 116.

2) O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies, III. Teil, Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.

3) R. HERTWIG, Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eicchorni*. Abh. Bayer. Ak. Wiss., II. Kl., Bd. XIX, 3. Abt., München 1898.

4) J. B. CARNOY und H. LEBRUN, l. c.

zwei getrennten Herden anschießt (primäre Nukleolen), daß jedoch später, bei zunehmender Masse der Nukleolarsubstanz, infolge kapillarer Anziehung ein Zusammenfließen der gebildeten Tröpfchen erfolgt (sekundärer Nucleolus).

Der Nukleinspeicher-Theorie zufolge wird die Substanz der Nukleolen bei der Rekonstitution der Tochterkerne den Tochterschleifen entnommen und zu Beginn der folgenden Teilung auf die sich bildenden Chromosomen übertragen. Die Nukleolen dienen also als Nukleinspeicher oder vielleicht auch als Nukleinelaboratorien [R. FICK<sup>1)</sup>]. Eine notwendige Konsequenz der Theorie ist die Leugnung der Individualität der Chromosomen [CARNOY und LEBRUN, R. FICK, WILSON<sup>2)</sup>, HARTMANN<sup>3)</sup>].

Es ist hier nicht der Ort, in eine Kritik dieser Theorie einzugehen. Ich werde, soweit dies innerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit zulässig ist, im allgemeinen Teil nochmals auf dieselbe zurückkommen und brauche hier nur darauf hinzuweisen, daß auch dann, wenn sich die Nukleinspeicher-Theorie zu einem Teile als richtig erweisen sollte, das symmetrische Auftreten zweier Nukleolen in den jungen Tochterkernen doch unmöglich anders gedeutet werden könnte, als daß hier Beziehungen zu dem auch in anderer Weise erkennbaren Doppelbau der Kerne bestehen.

## 7. Kapitel.

### Allgemeiner Teil.

Die hauptsächlichlichen Ergebnisse, welche in den vorhergehenden Abschnitten niedergelegt worden sind, lassen sich in folgende vier Punkte zusammenfassen:

1) Der gonomere Kernzustand, d. h. die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften, läßt sich in der Keimbahn der Copepoden vom befrucht-

---

1) R. FICK, Mitteilungen über die Eireifung der Amphibien. Verh. Anat. Ges., 1899.

2) E. B. WILSON, Experimental studies in cytology, I. Arch. Entw.-Mech., Bd. XII, 1901, p. 575.

3) M. HARTMANN, Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von *Asterias glacialis*. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. XV, 1902.

teten Ei bis zu den Keimmutterzellen (Samen- und Eimutterzellen) verfolgen.

2) Während der Eireifung von Cyclops findet eine Umordnung der Chromatinelemente in der Weise statt, daß die Eizelle in gleichmäßiger Mischung großväterliche und großmütterliche Elemente erhält. Mit dieser Umordnung ist eine Paarung je eines großväterlichen und großmütterlichen Einzelchromosoms verbunden.

3) Es darf mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß der gonomere Kernzustand eine weite, wenn nicht allgemeine Verbreitung bei den amphigon erzeugten tierischen und pflanzlichen Organismen besitzt. Derselbe kommt besonders in sexualen und epithelialen Zellen zum Vorschein (Nährzellenschicht der Pollensäcke, Follikelzellen des Insektenovariums, Epidermis der Urodelenlarven).

4) Es besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem idiomeren und gonomeren Kernzustand, in dem Sinne, daß der letztere gewissermaßen als ein Grenzfall des ersteren erscheint.

An diese, wie mir scheint, wohl begründeten Ergebnisse sollen nun im folgenden theoretische Erörterungen allgemeiner Natur angeknüpft werden.

### Wesen der Befruchtung.

Seit der Feststellung der Befruchtungsvorgänge im Seeigellei ist von den Zoologen und Botanikern mit ziemlicher Uebereinstimmung als das Wesen der Befruchtung die Verschmelzung zweier Zellen und ihrer Kerne angegeben worden. So faßt O. HERTWIG heute<sup>1)</sup> seine Anschauungen über den Befruchtungsprozeß in folgender Weise zusammen: „Bei der Befruchtung finden deutlich nachweisbare, morphologische Vorgänge statt. Bei diesen ist das Wichtige und Wesentliche die Vereinigung zweier, von verschiedenen Geschlechtszellen abstammender Zellkerne, eines Ei- und eines Samenkerns. Es verschmelzen hierbei äquivalente Mengen männlicher und weiblicher, färbbarer Substanz.“ Und

1) O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, 7. Aufl., Jena 1902, p. 54.



weiter unten spricht O. HERTWIG nochmals von einer Verschmelzung: „— erst durch die Befruchtung, welche auf der Verschmelzung zweier Kerne beruht, wird dann die volle Substanzmasse und die volle Anzahl der Segmente eines Normalkerns wiederhergestellt.“ In ähnlicher Weise sagt WEISMANN<sup>1)</sup>, im Hinblick auf die morphologische Seite des Vorganges, daß „die sog. ‚Befruchtung‘ im wesentlichen eine Kernverschmelzung ist“, und auch WALDEYER<sup>2)</sup> hält die Befruchtung, deren Wesen die Verschmelzung zweier Zellen zu einer einzigen sei, erst dann für perfekt, wenn auch die Verschmelzung der Kerne und der beiderseitigen Chromosomen eingetreten ist.

Es scheint mir, daß sich die Anwendung des Ausdruckes „Kernverschmelzung“ nicht ganz mit den neueren Befunden in Einklang bringen läßt. Wenn man nämlich das Wort „Verschmelzung“ (fusion) bildlich gebraucht, beispielsweise von irgend welchen menschlichen Einrichtungen, so von Geschäften oder Körperschaften, so ist damit immer ein Aufgeben der Selbständigkeit der Partner, die Herstellung einer Einheit an Stelle einer Zweiheit gemeint. Nun weist aber eben die Fähigkeit, mit der sich speciell in der Keimbahn der Copepoden der Doppelbau der Kerne forterhält, darauf hin, daß es sich bei der Einführung des Spermakerns in die Eizelle gar nicht um die Herstellung eines einheitlichen, sondern gerade um die Schaffung eines Doppelgebildes handelt. Es sollen zweikernige Fortpflanzungszellen gebildet werden, in welchen die beiden Kerne in räumlicher Trennung und, so weit wie möglich, in physiologischer Unabhängigkeit voneinander bleiben, gerade wie bei einem Doppelschraubenschiff die beiden Maschinen vollständig getrennt voneinander untergebracht und unabhängig voneinander zu arbeiten im stande sind. Wir werden vielleicht sogar sagen dürfen, daß da, wo eine „Verschmelzung“ der Kernhälften thatsächlich vorkommt, dieselbe nur durch äußere, accidentielle Faktoren bedingt wird, denn wir sehen bei Diaptomus, daß der bei der Furchung in so verschiedener Richtung sich äußernde gonomere Zustand Hand in Hand mit dem Kleinerwerden der Kerne zurücktritt und sofort wieder deutlicher zum Vorschein kommt, sobald

---

1) A. WEISMANN, Vorträge über Descendenztheorie, Jena 1902, Bd. I, p. 321.

2) W. WALDEYER, Befruchtung und Vererbung, Leipzig 1898, p. 39 und 40.

das Kernvolumen wieder ein größeres wird (Urogenitalzellen, Ur-samenzellen). Andererseits giebt es Fälle, in welchen eine „Verschmelzung“ der Kernteile immer erst unmittelbar vor der Mitose stattfindet, so daß man daran denken könnte, es solle durch diese Verschmelzung nichts weiter als eine Vereinfachung des Teilungsmechanismus bewirkt werden (Sexualzellen der Amphibien, Nährzellen im Pollensack von Magnolia, Zygoten der Conjugaten).

Jedenfalls wird durch die Befruchtung in erster Linie ein zweikerniger Zellzustand geschaffen, und wir würden danach, falls sich wirklich die Ergebnisse bei den Copepoden auf andere Organismen übertragen lassen, als das Wesentliche des Befruchtungsvorganges die Paarung zweier Kerne zweielterlicher Abkunft in einer einzigen Zelle zu bezeichnen haben. In dieser Fassung würde der Satz auch die Konjugation der Infusorien und die mit Zellverschmelzung verbundenen Zygotenbildungen in sich begreifen.

Schon frühere Autoren haben offenbar Bedenken getragen, schlechtweg von einer Zell- und Kernverschmelzung zu sprechen. So läßt WILSON<sup>1)</sup> allerdings die Befruchtung der höheren Formen in einer „permanent fusion of two germ-cells“ bestehen, aber er spricht in dem zusammenfassenden Kapitel schließlich doch nur von einer „union of equivalent nuclei“, als der wesentlichen Tatsache der Befruchtung und geschlechtlichen Fortpflanzung. Ebenso bezeichnet WEISMANN<sup>2)</sup>, sobald er von der morphologischen Seite des Befruchtungsvorganges zur physiologischen übergeht, als wesentlichen Erfolg des Amphimixis „die Vermischung oder besser die Vereinigung der Vererbungssubstanzen zweier verschiedener Individuen“, und in ähnlicher Weise sagt BOVERI<sup>3)</sup>, daß die Kombination der elterlichen Kernsubstanzen als der Qualitätenträger das Ziel aller Paarung vom Infusionstierchen bis zum Menschen sei.

### Konkurrenz der Kernhälften. Gemischte Vererbung.

Bereits in meiner früheren, den Gegenstand betreffenden Arbeit<sup>4)</sup> habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß bei Cyclops

1) E. B. WILSON, *The cell in development and inheritance*, 2. Aufl., New York 1900, p. 180 und 230.

2) l. c. p. 355.

3) Th. BOVERI, *Das Problem der Befruchtung*, Jena 1902, p. 35.

4) Ueber die Selbständigkeit u. s. w., p. 598 und 615. Vergl. auch Praxis und Theorie u. s. w., p. 235.

die beiden Kernhälften sich vielfach nicht nur in räumlicher Trennung, sondern auch in physiologisch differenter Verfassung befinden. Sowohl während der ersten Furchungsteilungen, als auch später in den Urogenitalzellen sind dahin gehörige Bilder häufig anzutreffen. So zeigt die Fig. 45 der früheren und die Fig. 42 der vorliegenden Arbeit von zwei verschiedenen Eiern die Polansicht der ersten Furchungsspindel: man sieht in beiden Fällen die 6 Elemente der einen Hälfte noch eine kontinuierliche Kette bilden, während die der anderen bereits vollständig voneinander isoliert sind. Noch auffälliger ist das Verhalten der Kerne der sekundären Urogenitalzellen, insofern in denselben in einem gewissen Stadium die eine Chromatingruppe sich in Form eines lockeren, die andere als dichter Fadenknäuel darstellt. Ich glaube auch jetzt noch, daß der Schluß, den ich damals gezogen habe, richtig ist, daß nämlich „auch hier noch der physiologische Zustand der beiden Kernhälften nicht der gleiche ist, und dies würde wiederum darauf hinweisen, daß die Wechselwirkungen zwischen jeder der beiden Chromatingruppen einerseits und dem Zellplasma andererseits verschiedenartige, zum mindesten verschieden intensive sind. In diesen Wechselwirkungen muß aber das liegen, was wir heutzutage Beherrschung der Zelle durch den Kern nennen. Es wäre also denkbar, daß die beiden Kernhälften in einer Art von Konkurrenz hinsichtlich der Beeinflussung des Zellenlebens miteinander stehen, und daß dieser Wettkampf der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz in der Phasenverschiedenheit der Gruppen seinen Ausdruck findet“<sup>1)</sup>.

Das Wesentliche in den hier nochmals mitgeteilten Beobachtungen liegt, wie mir scheint, darin, daß durch direkte Beobachtung die Möglichkeit einer ungleichen Entwicklung und Ausbildungsstufe der beiden Kernhälften erwiesen wird. Wenn wir nun für einen Augenblick annehmen, es sei wirklich eine Verallgemeinerung der Befunde bei den Copepoden erlaubt und der gonomere Kernzustand sei, wenn auch in latenter Form, nicht nur in den

---

1) Auch bei *Diaptomus* scheinen, wie wir sahen, verschiedene Bilder auf ein ungleich rasches Wachstum der beiden primären Nukleolen hinzuweisen. Es mußte aber hier dahingestellt bleiben, ob darin eine Verschiedenwertigkeit der Kernhälften zum Ausdruck kommt und ob nicht vielmehr die Bilder auf eine rhythmische Vergrößerung und Verkleinerung beider Nukleolen, auf ein „Pulsieren“ derselben zurückzuführen sind, wie ein solches von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist.

sexualen, sondern überhaupt in allen Zellen nachzuweisen, dann würden wir einer Erklärung für die Erscheinung der gemischten Vererbung näher kommen, d. h. der Thatsache, daß die verschiedenen Teile der Nachkommen in verschiedenem Grade mehr dem einen oder dem anderen der Eltern nachfolgen. Wir hätten dann anzunehmen, daß sich die beiden Kernhälften bezüglich der Einwirkung auf die Zelle bald summieren und ergänzen, bald gegenseitig bekämpfen und ausschließen, und würden damit auf halbem Wege den Anschauungen entgegenkommen, welche von WEISMANN <sup>1)</sup> in dieser Richtung geäußert worden sind und in letzter Linie zu der Annahme eines Kampfes der verschiedenen Arten von Biophoren geführt haben.

### Mischung der großelterlichen Elemente. Affinität der Chromosomen.

Es wurde auf Grund der Beobachtungen bei Cyclops die Frage zu beantworten gesucht, wie sich die beiden elterlichen Kernhälften während der Reifungsteilung verhalten, ob hier der gonomere Zustand beibehalten wird oder ob eine Aenderung in der Kernzusammensetzung vor sich geht. Es wurde gezeigt, daß durch die Gegenüberstellung der väterlichen und mütterlichen Elemente im „sekundären Keimbläschen“, durch die Paarung der Spalthälften während der dicentrischen Wanderung und durch die Auswechsellung der Einzelchromosomen eine gleichmäßige Mischung der großväterlichen und großmütterlichen Elemente im befruchtungsfähigen Eikern bewirkt wird, und es konnte gleichzeitig, unter Heranziehung der bei anderen Objekten beobachteten Bilder, der Möglichkeit Ausdruck verliehen werden, daß es sich hier um allgemeiner verbreitete Vorgänge handle.

Wenn nun schon die Gegenüberstellung der Vierergruppen im sekundären Keimbläschen auf besondere, von anderen Kernformen nicht bekannte Wirkungsweisen zurückgeführt werden muß, so haben wir es vollends bei der Paarung der Spalthälften und ihrer X-förmigen Anordnung mit Vorgängen zu thun, welche sonst nirgends während der dicentrischen Wanderung der Tochter-Chromosomen beobachtet worden sind und nur durch besondere, den Chromatin-Elementen im allgemeinen nicht zukommende Qualitäten und Wechselbeziehungen bedingt sein

1) l. c., Bd. II, p. 59.



können. Da nun die weitere Untersuchung zu dem Ergebnis führte, daß bei der Chromosomenpaarung jeweils die Vereinigung eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes stattfindet, so ist anzunehmen, daß zwischen den väterlichen und mütterlichen Chromosomen gewisse Affinitäten bestehen, welche zwischen gleichnamigen Chromatinteilen nicht wirken. Die nämlichen Affinitäten, welche die Paarung der Spalthälften zur Folge haben, werden auch bei der darauf folgenden Umwechselung der Einzelchromosomen im Spiele sein, wenn auch hier etwas Neues, nämlich die Querteilung der bivalenten Elemente und ihr Zerfall in die Einzelchromosomen, hinzukommen muß. Das schließliche Resultat ist dann, wie wir gesehen haben, die Neuformierung bivalenter Elemente, welche je aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte bestehen, und damit die gleichmäßige Mischung der väterlichen und mütterlichen, oder wie wir jetzt besser sagen können, der großväterlichen und großmütterlichen Chromatinteile im befruchtungsfähigen Eikern.

Welcher Natur die zwischen ungleichnamigen Elementen bestehenden Affinitäten sein mögen, darüber möchte ich keine Vermutungen aufstellen. Ich möchte nur daran erinnern, daß Affinitäten ähnlicher Art einerseits zwischen Ei- und Samenzellen, andererseits zwischen Ei- und Samenkern angenommen werden müssen.

Unter der sexuellen Affinität im engeren Sinne oder der Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen (sexuelle Cytotaxis) verstehen wir mit O. HERTWIG<sup>1)</sup> „Wechselwirkungen, welche befruchtungsbedürftige Zellen verwandter Art aufeinander ausüben in der Weise, daß sie, in bestimmte Nähe zu einander gebracht, sich anziehen, sich verbinden und in eins verschmelzen, wie zwei chemische Körper, zwischen denen nicht gesättigte, chemische Affinitäten bestehen“. Bei dieser sexuellen Affinität im engeren Sinne können auf weiblicher Seite auch Teile des Geschlechtsapparates, Eihüllen u. s. w. beteiligt sein.

Was die Affinität zwischen den Geschlechtskernen (sexuelle Karyotaxis) anbelangt, so hat, so viel mir bekannt ist, zum ersten Male R. FICK<sup>2)</sup> die Thatsache, daß bei physiologischer

1) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893, p. 240.

2) R. FICK, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVI, 1893.

Polyspermie nur ein einziger Spermakern zur Konjugation zugelassen wird, auf die Sättigung der „Affinität“ des Eikerns zurückgeführt. Zu noch klareren Vorstellungen ist RÜCKERT<sup>1)</sup> in seinen schönen Ausführungen über die physiologische Polyspermie der Selachier gelangt, indem er zu der positiven, zwischen Ei- und Spermakern bestehenden Affinität das negative Gegenstück, die gegenseitige Abstoßung der Spermakerne, hinzufügte. RÜCKERT hat nämlich in sehr einleuchtender Weise zu zeigen versucht, daß die gleichmäßige Verteilung der Spermakerne in der Keimscheibe und die Thatsache, daß immer nur ein Spermakern mit dem Eikern kopuliert, durch ein den Spermakernen selbst zukommendes „Vermögen, sich von einer gewissen Entfernung an gegenseitig abzustößen“, erklärt werden könne. „Während also zwischen den ungleichnamigen Kernen (Eikern und Spermakern) ein Anziehungsvermögen, besteht zwischen den gleichnamigen bei der normalen polyspermen Befruchtung ein Abstoßungsvermögen.“

Der Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen und derjenigen zwischen den Geschlechtskernen würde sich nunmehr die Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen (sexuelle Chromotaxis) anreihen. Während nun aber die Wirkung der beiden ersten Affinitäten mit wenigen Ausnahmen (Closterium und andere konjugate Algen) zeitlich zusammenfällt, kommt die Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen erst am Schluß der ganzen Entwicklung oder, wie wir sagen können, am Schluß der Kinder-Generation zur Geltung.

Nehmen wir auch hier an, es sei schon jetzt erlaubt, die Befunde bei den Copepoden zu verallgemeinern, so würden gewisse Erscheinungen, die bei der Bastardbefruchtung zu Tage treten, eine Erklärung finden.

Es ist bekannt, daß bei der Kreuzung zweier in näherem verwandtschaftlichen Verhältnis stehender Arten die verschiedensten Abstufungen bezüglich des Erfolges der Bastardierung zu Tage treten. In vielen Fällen fehlt jede Affinität zwischen dem Sperma einerseits und dem Ei beziehungsweise dem weiblichen Geschlechtsapparat andererseits, und es wird also der Befruchtungsprozeß überhaupt nicht angebahnt. In anderen Fällen ist wohl die Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen ganz oder nahezu ausreichend, aber es ist keine Affinität zwischen den Geschlechtskernen vorhanden. Hierher, beziehungsweise zu den zwischen der

---

1) J. RÜCKERT, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier, Jena 1899, p. 677 ff.

ersten und zweiten Kategorie stehenden Grenzfällen ist vermutlich ein von HIRASÉ<sup>1)</sup> beschriebenes Vorkommnis zu rechnen: in der Decke der Pollenkammer von Ginkgo (*Ginkgo biloba*) finden sich häufig neben den eigenen Pollenschläuchen die Pollenkörner anderer Coniferen, so z. B. der Fichte, auf verschiedenen Stadien der Keimung vor, dagegen kommt es anscheinend niemals zu einer erfolgreichen Bastardbefruchtung.

In einer weiteren Zahl von Fällen ist die Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen und diejenige zwischen den Geschlechtskernen ausreichend, und es kommt entweder zu einer Befruchtung mit folgender abnormer Embryonalentwicklung oder zur Erzeugung unfruchtbarer oder zur Erzeugung fruchtbarer Bastarde. Die weit-aus bekannteste Erscheinung ist, wenigstens bei Tieren, die Bastardbefruchtung mit folgender Erzeugung unfruchtbarer Bastarde, und man pflegt in der That auch dieses Verhältnis als die Regel zu betrachten. Nun ist aber doch, genau betrachtet, dieser Fall der am meisten rätselhafte, denn man sollte meinen, wenn es überhaupt auf Grund einer genügend starken Affinität zwischen den Geschlechtsprodukten zu einer normalen Embryonalentwicklung und zur Ausbildung vollkommen lebensfähiger Nachkommen kommt, so müßten auch die Fortpflanzungszellen eine normale Beschaffenheit zeigen, und wenn sich die Eltern verschiedener Abkunft erfolgreich paaren, so müßte dies bei den Nachkommen gleicher Abkunft um so mehr der Fall sein.

Vielleicht geben uns auch hier die Beobachtungen bei den Copepoden einigen Aufschluß. Wir haben gesehen, daß bei der Reife der Fortpflanzungszellen eine umständliche Neugruppierung der elterlichen Kernanteile vor sich geht und daß dieselbe auf eine besondere, zwischen den elterlichen Chromosomen bestehende Affinität zurückgeführt werden muß. Es wäre nun denkbar, daß die gewissermaßen gröberen Affinitäten zwischen den Fortpflanzungszellen und den Geschlechtskernen ausreichend sind, um eine erfolgreiche Befruchtung und die Bildung lebensfähiger Bastarde zu bewirken, daß aber die feinere Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen in nicht genügendem Maße vorhanden ist, um jene komplizierten Umordnungsprozesse und damit die vollkommene Reife der Eizellen herbeizuführen. So würde es zu erklären sein, daß der Erfolg der Bastardierung am Schlusse der zweiten

---

1) S. HIRASÉ, Étude sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. J. Coll. Sc. Tokyo, Vol. XII, 1898.

Generation sein Ende nimmt, und auch die weitere Thatsache würde verständlich sein, daß eine Rückkreuzung der Bastarde mit den Stammformen häufig erfolgreicher ist als die Paarung der Bastarde unter sich.

Ich will auf diese Vermutung, deren Richtigkeit durch direkte Beobachtung geprüft werden könnte, nicht weiter eingehen und nur noch zum Schluß die Frage aufwerfen, ob nicht die so verschiedenartigen Ergebnisse, welche sich bei der Bastardierung von Pflanzen (*Pisum*, *Hieracium*, *Zea* u. a.) bezüglich der dritten Generation herausstellen<sup>1)</sup>, wenigstens zum Teil durch einen verschiedenen, normalen oder abnormen Verlauf der am Schluß der zweiten Generation stattfindenden Keimzellenreife bedingt sein könnten.

### Individualität der Chromosomen und morphologische Organisation der Kerne.

Schon WILSON<sup>2)</sup> hat RÜCKERT's und meine Befunde bei den Copepoden, sowie die oben erwähnten Ergebnisse von HERLA und ZOJA als Stütze für die RABL-BOYER'sche Hypothese von der Individualität der Chromosomen und für die Annahme einer morphologischen Organisation der Kerne herangezogen: „Leaving aside all doubtful cases, the well-determined facts form an irresistible proof of the general hypothesis; and it is one with which every general analysis of the cell has to reckon.“ WILSON führt dann aus, daß die Individualitätshypothese allerdings einen unglücklichen Namen erhalten habe, da, abgesehen von einigen speciellen Fällen (Keimbläschen von *Canthocamptus* und *Cyclops*, Keimbläschen der Selachier), beinahe kein direkter Beweis dafür existiere, daß die Chromosomen als „Individuen“ im Chromatinnetz der ruhenden Zelle persistieren. Es gehe im Gegenteil in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Identität der Chromosomen vollständig im ruhenden Kerne verloren. „But this verbal difficulty“, fährt WILSON fort, „should not blind us to the extraordinary interest and significance of the facts“. „No phenomena in the history of the cell more clearly indicate the existence of a morphological organization which, though resting upon, is not to be confounded

1) Vergl. C. CORRENS, Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XIX, 1901.

2) E. B. WILSON, l. c., 2. Aufl., p. 294 ff.



with, the chemical and molecular structure, that underlies it; and this remains true even though we are wholly ignorant what that organization is.“

In ähnlicher Weise sagt WEISMANN<sup>1)</sup>, daß die Feststellung der Trennung der väterlichen und mütterlichen Kernhälften während der Entwicklung der Copepoden „unsere Annahme von der Selbstständigkeit der Kernstäbchen trotz ihrer scheinbaren Auflösung im Kernnetz des ruhenden Kernes vollends sicherstellt“.

Zunächst wird freilich durch die Beobachtungen bei den Copepoden nur eine Fortdauer der Individualität der Kernhälften oder Gonomeren erwiesen. Indessen ergibt sich sofort eine Erweiterung dieses Satzes, sobald man das Verhältnis des gonomeren Zustandes zum idiomeren ins Auge faßt. Schon vor einiger Zeit war es mir gelungen<sup>2)</sup>, durch Aetherisierung der Eier von Cyclops die Umbildung der Chromosomen zu Teilbläschen oder Idiomeren zu beschleunigen und auf diese Weise künstlich maulbeerförmige Kerne zu erzeugen. Ich war dabei zu der Anschauung gekommen, daß der Furchungskern des Metazoen-Eies ursprünglich ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Teilkernen darstellt, und es sind zu Gunsten dieser Anschauung, die im übrigen ja nur eine Erweiterung der Individualitätshypothese ist, seither auch von anderer Seite Beobachtungen herangezogen worden. So hat SPULER<sup>3)</sup> die Teilkerne in degenerierenden Eizellen des Säugetierovariums und GOLDSCHMIDT<sup>4)</sup> die „Karyomeriten“ im Ei von Polystomum in ähnlichem Sinne gedeutet. Wie wir nun im Obigen gesehen haben, passieren nicht nur die Furchungskerne zahlreicher tierischer Eier, sondern auch die Keimzellkerne mancher Formen, so namentlich der Amphibien, bei ihrer Konstituierung einen Teilbläschen- oder idiomeren Zustand und da bei den nämlichen Objekten die Idiomeren späterhin vielfach zu Gonomeren verschmelzen, so ergibt sich zunächst der Satz, daß der gonomere Kernzustand ge-

1) A. WEISMANN, Vorträge, Bd. II, p. 48.

2) V. HÄCKER, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900.

3) A. SPULER, Ueber die Teilungserscheinungen der Eizellen in degenerierenden Follikeln des Säugetierovariums. Anat. Hefte, Heft 50, 1900.

4) R. GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum RUD. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXI, 1902.

wissermaßen nur einen speciellen Fall des idiomeren darstellt. Umgekehrt wird man aber dann auch berechtigt sein, die Fortdauer des gonomeren Zustandes während der ganzen Entwicklung als einen indirekten Beweis für die latente Fortdauer eines idiomeren Zustandes, d. h. also für die Persistenz der Individualität der Chromosomen heranzuziehen.

Ich will hier nur noch bemerken, daß sich die Verschmelzung der Idiomeren zu Gonomeren vielfach in einem bestimmten Rhythmus zu vollziehen scheint. Wenigstens fand ich bei der Furchung des Cyclops-Eies öfters Bilder, auf denen die 6 aus den Chromosomen jeder Kernhälfte entstandenen Idiomeren zunächst zu 3 Teilbläschen verschmelzen, welche dann ihrerseits sich zu einem Gonomer vereinigen<sup>1)</sup>, und ähnliche Regelmäßigkeiten weist auch das Diaptomus-Ei auf (Fig. 27). Diese stufenweise Verschmelzung der Idiomeren steht in einem reciproken Verhältnis zu einer anderen Erscheinung, welche ich früher bei einem anderen Objekt beobachtet habe<sup>2)</sup>. Im reifenden Keimbläschen von *Canthocamptus* zeigt nämlich der Kernfaden eine gleichfalls stufenweise Zerlegung in Segmente, wobei hintereinander die Divisoren: 2, 3, 2, 2 auftreten. Möglicherweise haben wir es bei diesen rhythmischen oder stufenweisen Verschmelzungs- und Segmentierungsprozessen mit phylogenetischen Reminiscenzen zu thun, deren Bedeutung vielleicht durch spätere Untersuchungen klargestellt werden kann.

Es muß hier zum Schluß noch einmal auf die Angriffe zurückgekommen werden, welche die Vertreter der Nukleinspeichertheorie gegen die Individualitätshypothese gerichtet haben. Ich habe bereits bemerkt, daß eine Anzahl dieser Autoren, so CARNOY und LEBRUN, R. FICK, HARTMANN, zu einer schroffen Abweisung der betreffenden Anschauungen gelangt sind. Auch WILSON, welcher noch in der zweiten Auflage seines Lehrbuchs (1900) sich im wesentlichen als Anhänger der Individualitätshypothese bekennt, ist neuerdings zu dem Ergebnisse gekommen, daß seine Beobachtungen an Magnesium-Eiern „are not favorable to the hypothesis of the persistent individuality of chromosomes“.

Es würde zu weit führen und den durch die Sache gegebenen Rahmen dieser Arbeit weit überschreiten, wenn ich ausführlich auf

1) Ueber die Selbständigkeit u. s. w., Taf. XXIX, Fig. 54.

2) Die Vorstadien der Eireifung, p. 233.

das Für und Wider dieser Angriffe eingehen wollte. Es müßten dabei eine Reihe von färbungsanalytischen und konservierungstechnischen Fragen <sup>1)</sup> erörtert und die zahlreichen morphologischen Thatsachen, welche mindestens der allgemeinen Giltigkeit der Theorie im Wege stehen, aufs neue wiederholt werden. Ich möchte hier nur folgendes bemerken: Der zuerst von FLEMMING im Jahre 1875 aufgestellte Satz, daß die netz- und gerüstförmigen Kernstrukturen allgemeine vitale Gebilde und die Nukleolen specielle, von den Gerüststrängen abgegrenzte Dinge sind, scheint mir auch heute noch als einer der morphologischen Fundamentalsätze der Zellenlehre zu Recht zu bestehen. Auch in denjenigen Fällen, in welchen an Stelle des Kerngerüsts fadenförmige Gebilde treten, wie z. B. in den Keimbläschen der Copepoden, Selachier und Tritonen, muß die räumliche Selbständigkeit der Kernfäden und Nukleolen als eine kaum zu widerlegende Thatsache bezeichnet werden. Ich habe speciell das CARNOY-LEBRUN'sche Objekt, die Ovarialeier der Tritonen, seit vielen Jahren immer wieder in der Hand gehabt und auf verschiedene Weise behandelt, und ich habe überall da, wo überhaupt die Laune der Konservierungs- und Färbungsmethoden die Fadenstrukturen hervortreten ließ, stets die erwähnte Unabhängigkeit mit Sicherheit wahrgenommen. Ich kann einen großen Teil der CARNOY-LEBRUN'schen Bilder unmöglich für etwas anderes als für Kunstprodukte, entstanden durch Verklumpung und Ueberfärbung, betrachten, und ich bitte diejenigen Leser, die gegen dieses Mißtrauen Zweifel erheben sollten, in der Arbeit von CARNOY und LEBRUN <sup>2)</sup> die Figuren 75—78 zu betrachten. Ich glaube, daß die Verfasser durch die Vorführung solcher Bilder jeden Anspruch darauf verloren haben, daß man in ihre Methode Vertrauen setzt. Ich will hier hinzufügen, daß ganz neuerdings auch HELEN D. KING <sup>3)</sup> auf Grund von Untersuchungen an Bufo-Eiern die Richtigkeit der CARNOY'schen Anschauungen in Abrede stellt.

---

1) Es kann den auf diesem Gebiete arbeitenden Forschern das Studium des A. FISCHER'schen Werkes: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899, nicht genug empfohlen werden.

2) La vésicule germinative etc., Cellule, T. XVI, 1899. Vergl. mein Referat: Die Reifungserscheinungen, Erg. Anat. und Entw., Bd. VIII, 1898, p. 880.

3) HELEN D. KING, Preliminary note on the formation of the first polar spindle in the egg of Bufo lentiginosus. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

Das zweite in Frage kommende Objekt, die Keimbläschen der Echinodermen, kenne ich aus eigener Anschauung nur unvollkommen. Ich möchte nur bezüglich der HARTMANN'schen Bilder (l. c. Fig. 4—15) dem Zweifel Ausdruck geben, ob es sich hier nicht um eine durch zu starke Wirkung der Reagentien erzeugte einseitige Ruptur der Kernmembran und um ein partielles Ausfließen der als sehr plastisch zu denkenden Nukleolarsubstanz handeln könne. Ich habe wenigstens bei *Cyclops* wiederholt Bilder bekommen, welche infolge der Anwendung von heißem Sublimatalkohol ein derartiges Zerreißen der Kernmembran und teilweises Ausfließen des Kerninhaltes aufwiesen.

Was schließlich die WILSON'schen Bilder (l. c. Fig. 62 ff.) anbelangt, so scheint mir kein zwingender Grund zu der von dem Verfasser gegebenen Deutung vorzuliegen. Ebensogut, wie WILSON einen Zerfall des Nucleolus in die Chromosomen annimmt, wäre auch denkbar, daß die Bildung der Chromatinfäden im Umkreis des allmählich sich verkleinernden Nucleolus stattfindet, genau wie dies bei anderen, der Beobachtung günstigeren Objekten, z. B. bei *Canthocamptus*, der Fall ist.

Ich glaube nach allem, daß an der räumlichen Selbständigkeit der Kerngerüste bzw. Kernfäden einerseits und der Nukleolen andererseits im Sinne FLEMMING's festgehalten werden muß. Eine andere Frage ist dann allerdings die nach dem Zusammenhang der färbbaren Substanz der Kerngerüste und Kernfäden, des Chromatins im Sinne FLEMMING's, und der Nukleolarsubstanz. Die neueren überaus gründlichen Untersuchungen von A. FISCHER u. a. weisen eher darauf hin, daß die Nukleolarsubstanz nicht zum Chromatin der neueren Zellenlehre gehört <sup>1)</sup>, aber selbst wenn dies der Fall wäre und wenn, was aber bekanntlich nicht zutrifft, sämtliche morphologischen Befunde ohne Ausnahme zu Gunsten einer direkten Ueberführung der einen Substanz in die andere sprechen würden, so wäre damit der allgemeinen Giltigkeit der Individualitätshypothese immer noch nicht der Boden entzogen. Denn es bliebe immer noch ein Weg, um die Beobachtungen theoretisch zusammenzufassen und dem Gewicht der zu Gunsten der Individualitätslehre sprechenden Thatsachen Rechnung zu tragen.

Nehmen wir an, daß die „morphologische Organisation“ des Kernes nicht auf der färbbaren Substanz des Kerngerüsts und der Chromosomen, sondern auf der achromatischen, gewöhn-

1) Vergl. A. FISCHER, l. c. p. 188.



lich als Linin bezeichneten Unterlage derselben beruhe, so würden wir leicht einen Weg zur Verständigung gewinnen<sup>1)</sup>. So gut nämlich in den Furchungskernen von *Diaptomus* auf Grund des symmetrischen Auftretens der Nukleolen und der Zweiteiligkeit der Teilungsfiguren ein Doppelbau des Liningerüsts, also ein Nebeneinanderbestehen von selbständigen, wenn auch äußerlich nicht abgegrenzten Territorien angenommen werden muß, ebensogut läßt sich Entsprechendes auch für das Liningerüst der gewöhnlichen ruhenden Kerne annehmen, in welchen „alles Chromatin auf den Nucleolus konzentriert erscheint“. Damit würde aber eine Kontinuität der Kerngerüstterritorien der ruhenden Kerne und der achromatischen Unterlagen der Chromosomen gegeben sein.

Ob die Untersuchungen thatsächlich in dieser Richtung gehen werden, ob weitere Fortschritte durch eine Neubelebung des Begriffes „Chromatin“ (A. FISCHER) bewirkt werden können, oder ob sie von einer genaueren morphologischen und chemischen Kenntnis des Linins ausgehen werden, darüber sollen hier keine weiteren Vermutungen angestellt werden. Es schien mir aber angebracht zu sein, auch in dieser Richtung einmal vom Hauptthema abzuweichen und die Zulässigkeit der aus den Beobachtungen gezogenen und der Individualitätshypothese günstigen Folgerungen zu prüfen.

### Geschlechtsbestimmung.

Die morphologische Zusammensetzung der Keimbahnkerne aus einem väterlichen und einem mütterlichen Teil legt die Frage nahe, ob vielleicht auch der in der Sexualität gelegene Gegensatz, also die prospektive Potenz der einzelnen Keimzelle in Bezug auf das Geschlecht des aus ihr hervorgehenden Organismus, im äußeren Verhalten von Kern und Zelle zum Ausdruck kommt.

Beide Dinge stehen allerdings nur insofern in Verbindung miteinander, als auch das Problem der Geschlechtsbestimmung ein vererbungstheoretisches und also in letzter Linie kerngeschichtliches ist. Ein engerer, direkter Zusammenhang, etwa in dem Sinne, daß die väterlichen Kernteile ausschließlich die Anlagen zur Ent-

---

1) Unter der Voraussetzung, daß nicht auf der färbbaren, sondern auf der achromatischen Substanz die morphologische Organisation des Kernes beruhe, würden auch die Differenzierungsvorgänge in der Keimbahn von *Ascaris* und *Cyclops* (s. oben, p. 310) einem eingehenderen Vergleiche zugänglich sein.

wicklung der männlichen Charaktere enthalten, ist ja ohne weiteres auszuschließen, wie aus bekannten Vererbungserscheinungen hervorgeht.

Dennoch halte ich es für angebracht, in diesem Zusammenhang auch auf das Problem der Geschlechtsbestimmung einzugehen und die hierher gehörigen Fragen unter Betonung des morphologischen Standpunktes zusammenzufassen, denn ich bin überzeugt, daß es gelingen wird, auch in dieser Richtung die feste morphologische Grundlage zu verbreitern und so die experimentelle Forschung auf neue Wege hinzuweisen.

Schon verschiedene Forscher haben versucht, die Lehre von der Geschlechtsbestimmung auf den Boden der morphologischen Forschung zu stellen, und ich darf nur an die von MINOT und VAN BENEDEN ausgearbeitete und längst widerlegte Theorie erinnern, welcher zufolge die hermaphroditen Kerne der unreifen Ei- und Samenzellen während der Ei- und Samenreife sich ihrer männlichen bzw. weiblichen Kernbestandteile entledigen, so daß Ei- und Samenkern Halbkerne (Pronuclei) von entgegengesetztem Sexualcharakter werden<sup>1)</sup>.

Eine andere Annahme, nämlich die von erbungleichen Zellteilungen als Ursache der verschiedenen geschlechtlichen Prospektivität der Keimzellen haben RAUBER und WEISMANN gemacht. RAUBER<sup>2)</sup> ist von den Verhältnissen bei dem aberranten Annelid *Dinophilus* ausgegangen, bei welchem sich nach KORSCHOLT im Ovarium ausgesprochen dimorphe, männliche und weibliche Eier vorfinden, und hat als Ursache für das Zustandekommen der zweierlei Eiformen asymmetrische Zellteilungen postuliert, durch welche die geschlechtlich indifferenten „Voreier“ je in ein männliches und ein weibliches Ei zerlegt werden, und in ähnlicher Weise hat WEISMANN<sup>3)</sup> die Entstehung der geschlechtlich dimorphen Eier der Rädertiere und der Reblaus (*Phylloxera*), also die Trennung der männlichen und weiblichen Anlagen, auf erbungleiche Teilungen zurückgeführt, für welche „kein äußerer, auch kein intracellulärer Einfluß verantwortlich gemacht werden kann“. Im speziellen denkt sich WEISMANN<sup>4)</sup>, daß die histologische Differenzierung zu weib-

1) Vergl. O. HERTWIG, *Die Zelle*, Bd. I, p. 22; E. B. WILSON, *The Cell*, 2. Aufl., p. 243.

2) A. RAUBER, *Der Ueberschuß an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung*, Leipzig 1900, p. 131.

3) A. WEISMANN, *Vorträge*, Bd. I, p. 414.

4) *Vorträge*, Bd. II, p. 57.

lichen oder zu männlichen Zellen auf der Beherrschung durch spezifische Geschlechtszellen-Determinanten beruht.

Eine Gruppe für sich bilden die Untersuchungen am Bienenei, welche neuerdings durch PETRUNKEWITSCH<sup>1)</sup> zu einem definitiven Abschluß gebracht worden sind, wenigstens hinsichtlich des einen, überaus wichtigen Faktums, daß die von der Königin in die Drohnenzellen abgelegten Eier immer unbefruchtet sind.

Es soll nun im folgenden in Kürze versucht werden, die auf die morphologische Seite des Problems bezüglichen Angaben nochmals zu gruppieren, um auf diese Weise Anhaltspunkte für ein weiteres Vorgehen zu gewinnen.

Verschiedene Autoren haben bereits hervorgehoben, daß von vornherein drei Möglichkeiten in Bezug auf den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung gegeben sind: es können die geschlechtlichen Unterschiede dem Ei schon vor der Befruchtung aufgeprägt werden oder bei der Befruchtung durch Intervention der Samenzelle oder nach erfolgter Befruchtung durch die Wirkung der Ernährung und anderer äußerer Faktoren. Allen diesen drei Möglichkeiten ist bei der Aufstellung der verschiedenen Theorien Rechnung getragen worden, jedoch gehen die Resultate, zu denen die einzelnen Autoren gelangt sind, sehr weit auseinander. So nimmt RAUBER<sup>2)</sup> im wesentlichen eine ovariale (progame) Geschlechtsbestimmung an, DÜSING<sup>3)</sup> schreibt dem Befruchtungsvorgang selber eine, wenn auch nicht ausschließliche, so doch sehr wichtige Bedeutung zu (syngame Geschlechtsbestimmung), während LEUCKART<sup>4)</sup> mit vielen Vorgängern und Nachfolgern die früheren Embryonalstadien für geschlechtlich indifferent hält und demnach eine erst im fötalen Leben erfolgende (epigame) Geschlechtsbestimmung annimmt.

Es soll im folgenden die Frage behandelt werden, welches Gesamtbild die bisher ermittelten Thatsachen vom zellgeschicht-

---

1) A. PETRUNKEWITSCH, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. XIV, 1901.

2) A. RAUBER, Der Ueberschuß an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung, Leipzig 1900.

3) C. DÜSING, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XVII, 1884.

4) R. LEUCKART, Zeugung. WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie, Bd. IV, Braunschweig 1853, p. 768.

lichen Standpunkt aus gewähren und inwieweit von der zellgeschichtlichen Untersuchung weitere Aufschlüsse zu erwarten sind.

Denken wir uns Formen mit primärem Hermaphroditismus, wie solche durch die Volvox-Kolonien repräsentiert werden und möglicherweise auch unter den Metazoen [Spongien, Rippenquallen<sup>1)</sup>] noch vorkommen. Wir können uns dann fragen, auf welche Weise aus diesem primär-hermaphroditischen Zustand der getrennt-geschlechtliche durch Arbeitsteilung hervorgegangen ist, d. h. welche besondere Qualitäten die Keimzellen erhalten mußten, damit aus ihnen statt hermaphroditischer Individuen eingeschlechtliche entstanden.

Offenbar sind hier von vornherein wieder drei Hauptfälle denkbar. Entweder konnten die Anlagen zu den beiden Geschlechtern oder, um mit WEISMANN zu reden, die Eierstock- und Hodendeterminanten so auf die Keimzellen verteilt werden, daß sowohl Eizellen als Samenzellen bald Eierstock-, bald Hodendeterminanten erhielten, oder so, daß die Eizellen nur die Anlage zum weiblichen, die Samenzellen nur die zum männlichen Geschlecht übernahmen, oder endlich so, daß die Eizellen ausschließlich nach der männlichen, die Samenzellen nach der weiblichen Richtung determiniert wurden.

Im ersten Hauptfall würden wir viererlei Fortpflanzungszellen, nämlich Weibcheneier, Männcheneier, Weibchen-Samenzellen und Männchen-Samenzellen erhalten. Solange die Bestimmungskraft aller vier Arten von Fortpflanzungszellen die gleiche ist, wird sich bei der wechselseitigen Kopulation in 25 Proz. Fällen eine rein männliche, in 25 Proz. eine rein weibliche Determination ergeben, während in 50 Proz. aller Fälle die Wirkungen der beiden miteinander vereinigten Anlagen sich aufheben würden. Offenbar ist dieses Verhältnis zu ungünstig, als daß man erwarten könnte, daß dieser Fall in der Natur irgendwo realisiert ist. Dagegen ist anscheinend bei einer Reihe von Tieren, so bei Dinophilus, bei gewissen Rädertieren und Pflanzenläusen (Phylloxera), der spezielle Unterfall verwirklicht, daß nur die Eier als Weibchen- und Männcheneier determiniert

---

1) Bei den meisten höheren Formen, z. B. bei den Mollusken, ist wohl der Hermaphroditismus sekundär aus dem getrennt-geschlechtlichen Zustand hervorgegangen. Vergl. z. B. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., 1. Lief.: Mollusca (K. HESCHELER), Jena 1900, p. 373.



sind, während die Samenzellen, wie es scheint, indifferent oder vielleicht hermaphroditisch sind.

In einer eben erschienenen Schrift<sup>1)</sup> vertritt auch BEARD auf Grund seiner Untersuchungen an Selachieren die Anschauung, daß bei den Metazoen ursprünglich vier Kategorien von Gameten existieren, und zwar zwei Arten von Eiern (Weibchen- und Männcheneier) und zwei Arten von Samenzellen, von welchen letzteren jedoch nur eine funktionierend ist, während die bei einer Reihe von Tierformen (Paludina, Pygacra, Cicada, Anuren) beobachtete zweite Form zu verschiedenen hohen Ausbildungsstufen, aber niemals zur Funktion gelangt. Die Geschlechtsbestimmung liegt nach BEARD nur in den Fortpflanzungszellen des weiblichen Metazoons.

In den hier angeführten Fällen hätten wir also eine reine ovariale oder progame Geschlechtsbestimmung mit Spaltung der Anlagen vor uns, und man kann die Frage aufwerfen, ob wohl die morphologische Forschung Aussicht hat, in dieser Richtung weiterzukommen. Bereits RAUBER hat in seiner, an Anregungen reichen Schrift darauf hingewiesen, wie wichtig es wäre, bei *Dinophilus apatris* oder einer geschlechtlich übereinstimmenden Species den genauen Verlauf der Teilungsvorgänge zu kennen, die im Ovarium zur Bildung der männlichen und weiblichen Eier führen. RAUBER hat sogar den *Dinophilus* zum Gegenstande einer Preisarbeit gemacht und die Hoffnung ausgesprochen, daß mehrfache und gute, mit allen Hilfsmitteln unternommene Untersuchungen sich damit beschäftigen werden<sup>2)</sup>. Daß aus den Anfangsstadien der Gonadenbildung noch eine Menge von neuen kerngeschichtlichen Thatsachen herauszuheben sind, das zeigen die wenigen Untersuchungen, die sich bis jetzt eingehender mit diesen Phasen beschäftigt haben, und so ist zu hoffen, daß die Inangriffnahme dieses Gegenstandes bei möglichst verschiedenartigen Objekten uns, wenn auch nicht den direkten Anblick asymmetrischer Teilungen, so doch die Kenntnis von mancherlei Dingen verschaffen wird, welche in näherer Beziehung zur Geschlechtsbestimmungsfrage stehen.

Für den zweiten Hauptfall, in welchem die Eizellen nur die Anlagen zum weiblichen, die Samenzellen nur die zum männlichen

---

1) J. BEARD, The determination of sex in animal development. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.

2) RAUBER, l. c. p. 213.

Geschlecht enthalten, lassen sich aus der Tierwelt keine Beispiele angeben. Dagegen weisen auf den dritten Hauptfall, in welchem die Fortpflanzungszellen in reziproker Weise in erster Linie die Anlagen zum entgegengesetzten Geschlecht in sich schließen, eine ganze Reihe von Beobachtungen hin.

Die bekannten Verhältnisse bei den Bienen, Wespen und Blattwespen, denen sich unter gewissen Einschränkungen die Beobachtungen bei den Cladoceren anschließen lassen, weisen darauf hin, daß bei diesen Formen das unbefruchtete Ei die Tendenz hat, sich zu einem männlichen Tiere zu entwickeln, und daß die weiblichen Tendenzen im großen ganzen erst durch die Befruchtung eingeführt werden. Auch DÜSING ist bei seinen, bis jetzt unerreichten, zu einem großen Teil auf statistischem Material beruhenden Untersuchungen im wesentlichen zu dem Resultat gekommen, daß bei Haustieren und Menschen im allgemeinen jedes Geschlecht dahin strebt, das andere hervorzubringen, wenn auch allerdings für die Fortpflanzungszellen ein im Laufe ihrer Entwicklung sich vollziehender Wechsel der Tendenz anzunehmen ist. Es sei hier nur auf die häufig in typischer Weise hervortretende Erscheinung hingewiesen, daß bei physisch sehr ungleichen Eltern die Nachkommenschaft zum Geschlecht des schwächeren Teiles hinneigt.

Wenn also im allgemeinen die einzelne Fortpflanzungszelle die ihrem Träger entgegengesetzten Tendenzen enthält, so wird das Geschlecht des Nachkommen erst durch die Befruchtung und die dabei sich geltend machende Konkurrenz der beiden Geschlechtskerne bestimmt. „Im Augenblick der Befruchtung entscheidet sich der Sieg für das stärkere Geschlecht, ohne daß wir verstehen, worauf diese Stärke und damit der Sieg beruhe“ [KLEBS<sup>1)</sup>].

Im Hinblick auf die weit verbreitete Erscheinung, daß die ursprünglich miteinander verbundenen Qualitäten und Lebensleistungen eines Organismus durch Arbeitsteilung auf zwei alternierende Generationen verteilt werden, können wir auch sagen, daß bei derartigen amphigon sich fortpflanzenden Tieren ein Generationswechsel der Geschlechter besteht, indem das männliche Geschlecht das weibliche und umgekehrt das weibliche das männliche erzeugt, ein Gedanke, den ich auch in dem Buche des Physikers ZEHLER<sup>2)</sup> wiedergefunden habe. Bei jedem Befruchtungsakt kreuzen sich

1) Citirt bei RAUBER, l. c. p. 109.

2) L. ZEHLER, Die Entstehung des Lebens, Teil II, Tübingen 1900, p. 153.

also zwei Linien des Generationswechsels, und es kommt darauf an, welche Tendenz in der Konkurrenz den Sieg behält.

Spezielle Anpassungen können das Bild des reinen Generationswechsels stören. Wie z. B. beim Generationswechsel der Trematoden zwischen zwei geschlechtlichen Generationen mehrere ungeschlechtliche eingeschaltet werden, die sich in steigendem Maße der Organisationsstufe der Geschlechtstiere nähern, so werden auch bei dem Wechsel der Geschlechter in Anpassung an besondere Bedingungen Wiederholungen und Uebergangsformen auftreten können, so daß Verhältnisse zu stande kommen, denen wir z. B. bei den Cladoceren begegnen.

Der dritte Hauptfall stellt also die syngame Geschlechtsbestimmung mit generationsweisem Wechsel der Geschlechter dar, und wir werden uns auch hier fragen, ob die zellgeschichtliche und die auf ihr aufbauende experimentelle Methode der Biologie und der Statistik zu Hilfe kommen können. Ich glaube, daß gerade in dieser Richtung Untersuchungen, die sich auf ähnlichem Gebiete, wie die vorliegende, bewegen, eine Förderung unserer Kenntnisse versprechen und die Möglichkeit exakter experimenteller Forschung anzubahnen geeignet sind. Sie werden zunächst dazu führen können, in noch vollkommener Weise, als es mir bisher durch Aetherisierung des Cyclops-Eies geglückt ist, innerhalb der Grenzen der Entwicklungsfähigkeit des Eies die räumliche Trennung der Kernteile zu beeinflussen und die vorhandenen physiologischen Ungleichheiten derselben stärker hervortreten zu lassen.

Durch derartige Untersuchungen wird auch die Lösung einer weiteren, hierher gehörigen Frage näher gerückt werden können, der Frage, inwieweit es eine Beeinflussung des Geschlechts nach erfolgter Befruchtung, also eine epigame Geschlechtsbestimmung, giebt. Gerade in dieser Hinsicht gehen die Meinungen bekanntlich am weitesten auseinander. Eine morphologische Thatsache, nämlich die, daß beim Menschen identische Zwillinge mit gemeinsamen Eihäuten und Doppelmißbildungen stets einerlei Geschlecht besitzen, scheint allerdings entschieden gegen die Möglichkeit der epigamen Geschlechtsbestimmung zu sprechen<sup>1)</sup>, aber andererseits glaube ich doch gerade vom morphologischen Standpunkte aus, in Uebereinstimmung mit RAUBER, die Möglichkeit nicht bestreiten zu dürfen, daß bei anderen Organismen ein progam

1) Vergl. WEISMANN, Vorträge, Bd. II, p. 51.

oder syngam bestimmtes Ei durch Verschiedenheit der Ernährung in ein anderes Geschlecht übergeführt werden könne.

Es wurde in den bisherigen Erörterungen der Einfachheit halber zunächst von der Annahme ausgegangen, daß der Kern der einzelnen Fortpflanzungszelle hinsichtlich der Vererbungserscheinungen und speciell hinsichtlich der Geschlechtsbestimmung eine Einheit darstelle, und es wurde von diesem Standpunkte aus unternommen, die bisher ermittelten Thatsachen zu gruppieren und unsere zellgeschichtlichen Vorstellungen mit denselben in Einklang zu bringen. Damit habe ich mich aber in einen bewußten Gegensatz zu einigen neueren Ergebnissen und gerade zu denjenigen der vorliegenden Arbeit gestellt, und es ist daher nötig, auf dieselben mit einigen Worten zurückzukommen.

Die von WEISMANN entwickelte Anschauung, daß der Kern in vererbungsmechanischer Hinsicht eine aus mehreren selbständigen Vererbungsträgern, den Idanten, zusammengesetzte Vielheit darstelle, hat neuerdings einen festeren Boden gewonnen. Meine eigenen Untersuchungen haben mich zu der Auffassung geführt, daß der Furchungskern ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Teilbläschen darstellt, und haben gezeigt, daß jedenfalls die Keimbahnkerne den gonomeren Zustand bis zur Reifungsperiode beibehalten und daß die Gonomeren in gewissen Perioden sogar äußerlich wahrnehmbare Verschiedenheiten ihres Zustandes aufweisen. In einer eben erschienenen Schrift<sup>1)</sup> ist nun auch BOVERI bezüglich des Echinus-Eies zu dem Schlusse gelangt, daß die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen. BOVERI's Ergebnisse weichen allerdings insofern von der WEISMANN'schen Anschauung ab, als nach BOVERI nicht jedes Chromosom sämtliche Qualitäten enthält, sondern die letzteren auf die verschiedenen Chromosomen verteilt sind. Die Chromosomen würden also danach nicht etwa bloß individuell verschiedene Gebilde im Sinne WEISMANN's, sondern essentiell ungleichwertige Elemente sein.

Indem wir diesen Erweiterungen unserer Kenntnisse und Vorstellungen Rechnung tragen, werden wir es als möglich bezeichnen müssen, daß nicht sämtliche Idanten, Teilbläschen oder Chromosomen eines und desselben Kernes in Bezug auf die Be-

1) Th. BOVERI, Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. Verh. Phys.-med. Ges. Würzb., N. F. Bd. XXXV, 1902.



stimmung des Geschlechtes in einer Richtung wirksam sind, sondern daß es im Kern männliche und weibliche Untereinheiten giebt und daß jeweils die Majorität derselben ausschlaggebend ist. Es würde verlockend sein, von hier aus verschiedene Erscheinungen, z. B. das bei den verschiedenen Tieren so ungleiche und vielfach wechselnde Sexualverhältnis, das Auftreten ununterbrochener Parthenogenesis (Cypris, Rhodites) u. s. w. näher zu betrachten, indessen glaube ich mich vorläufig mit dem Hinweis auf die möglichen Konsequenzen der gezogenen Folgerungen begnügen zu müssen.

Manches, was in diesem Kapitel ausgesprochen worden ist, wird vielleicht dem Leser als allzuweit gehend erscheinen. Man wird vielleicht die Heranziehung der Geschlechtsbestimmungsfrage überhaupt als unangebracht bezeichnen und andererseits eine erschöpfende Berücksichtigung der Litteratur vermissen. Ich glaubte jedoch, angesichts der großen Zahl von Forschern, welche mit den intimen Vorgängen in den Fortpflanzungszellen beschäftigt sind, daß der Versuch, auch dieses Gebiet in den Kreis der Aufmerksamkeit hereinzuziehen, nicht ganz aussichtslos ist und vielleicht da und dort Früchte tragen wird.

### Tafelerklärung.

In den Fig. 1—26 sind die zur Keimbahn gehörigen Zellen in rotem Ton gehalten.

D. d. = *Diaptomus denticornis*. H. s. = *Heterocope saliens*.

D. l. = *Diaptomus laciniatus*. C. b. = *Cyclops brevicornis*.

### Tafel XVII.

Fig. 1. D. d. Stadium I—II. Idiomerie der Tochterkerne. Körnchenabscheidung in der somatischen Zelle. Zwischen den beiden Zellen der zweite Richtungskörper.

Fig. 2. D. d. Stadium II—IV. In der Zelle rechts unten Körnchenabscheidung.

Fig. 3. D. d. Stadium II—IV. Beginnende Tetraëderstellung. Idiomerie der Tochterkerne. Körnchenabscheidung in der Schwesterzelle der Keimbahnzelle. Im Eicentrum der zweite Richtungskörper.

Fig. 4. D. d. Stadium IV—VIII. Die Keimbahnzelle ist in der Teilung um einen Schritt zurück hinter den übrigen Zellen (Phasendifferenz). Körnchenabscheidung in der somatischen Tochterzelle.

Fig. 5. D. d. Stadium XVI—XXXII. Ektosomale Abscheidungen an einem Pole des Keimbahnkerns.

Fig. 6. D. d. Stadium XVI—XXXII. *a*, *b*, *c* aufeinander folgende Phasen in der Anordnung der Nukleolen.

Fig. 7. D. d. Stadium (XXX + A + B) — (LX + A + B). *A* Stammzelle, *B* Schwesterzelle der Stammzelle mit reichlicher, dem Kern angelagerter ektosomaler Substanz. Die Blastodermkerne zeigen den sechsten Teilungsschritt. Die Dyaster links und rechts zeigen den sechsten Teilungsschritt, die Tochterkerne oben den idiomeren Zustand.

Fig. 8. D. d. Stadium (XXX + A + B) — (LX + A + B). Bezeichnungen wie vorher. Die sechste Teilung der Blastodermkerne ist nahezu abgelaufen. Oben Gonomerie der Tochterkerne.

Fig. 9. D. d. Stadium (LX + A + B). Die Stammzelle (*A*) tritt in die zum sechsten Teilungsschritt gehörige Mitose ein, beginnt sich abzurunden und die in die Furchungshöhle hervorragende Kuppe (Fig. 7 und 8) zurückzuziehen.

Fig. 10. D. d. Stadium (LX + A + B). Die Stammzelle (*A*) ist in die Phase der Diakinese eingetreten.

Fig. 11. D. d. Stadium (CXXVIII—CCLVI). Die achte Teilung ist im Ablauf begriffen. Nur die großkernigen Entoderm-

zellen (*E*) machen noch keine Anstalt zur Teilung. Im Centrum des Eies die primäre Urogenitalzelle (rot). *Dm* Dottermembran, *Ch*<sub>1</sub> erste Chitinkapsel.

Fig. 12. D. d. Die Blastodermkerne haben größtenteils den neunten, die Entodermkerne den achten Teilungsschritt vollendet. Die primäre Urogenitalzelle hat sich in die beiden sekundären Urogenitalzellen (rot) geteilt. *Dm* Dottermembran, *Ch*<sub>1</sub>, *Ch*<sub>2</sub> erste, zweite Chitinkapsel.

### Tafel XXIII.

Fig. 13. D. d. Die Urogenitalzellen (rot) und die sich teilenden Entodermzellen sind ins Innere der Furchungshöhle geschoben. Vom Blastoporus aus stülpen sich zahlreiche kleinzellige Elemente ein.

Fig. 14. D. d. Dauerstadium des Diaptomus-Eies. Beide Chitinkapseln und eine innerhalb derselben gelegene zarte Membran haben sich vom Ei abgehoben. Die Blastodermkerne sind nach innen gerückt. Im Innern des Eies liegen die eine kompakte Masse bildenden entodermalen und genitalen Elemente.

Fig. 15. D. l. Medianschnitt durch eine Larve mit 3 Schwimmfußpaaren. *m* Magen, *h* Herz, *g* Gonadenanlage im Dreizellenstadium.

Fig. 16. D. l. Querschnitt durch eine Larve mit 2 Schwimmfußpaaren. Zwischen Herz und Darm die beiden sekundären Urogenitalzellen.

Fig. 17. D. d. Zwei Schnitte durch die zweizellige Gonadenanlage.

Fig. 18. D. l. Zwei Schnitte durch die dreizellige Gonadenanlage.

Fig. 19. D. l. Frontalschnitt durch die dreizellige Anlage.

Fig. 20. D. l. Zwei Schnitte durch die zwölfzellige Gonadenanlage.

Fig. 21. D. l. Drei Querschnitte durch eine junge Hodenanlage. *h* Herz, *sl* Samenleiter.

Fig. 22. D. l. Frontalschnitt durch eine etwas ältere Hodenanlage. *sl* blasen- oder trichterförmig erweiterter Anfangsabschnitt des Samenleiters, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 23. H. s. Längsschnitt durch den Hoden eines jungen Männchens. *kz* Keimzone (*dk* Doppelknäuel), *wz* Wachstumszone (*syn* Synapsis, *diak* Diakinese), *rz* Reifungszone, *vz* Verwandlungszone (*sp* eben gebildete, *sp'* ältere Spermazellen).

Fig. 24. H. s. Zwei Schnitte durch den Anfangsteil der Verwandlungszone des Hodens.

### Tafel XIX.

Fig. 25. D. l. Teil einer ganz jungen Ovarialanlage.

Fig. 26. D. l. Frontalschnitt durch ein junges Ovarium. *kb* Keimbläschen.

Fig. 27. D. d. Idiomerenkranz aus dem Furchungsstadium II—IV.

Fig. 28—29. D. d. Polansicht der Asteren des Stadiums IV bis VIII. Die 32 Chromosomen lassen sich durch einen Durchmesser ohne Rest in zwei Gruppen von 16 teilen.

Fig. 30. C. b. Central gelegene „provisorische Teilungsfigur“ im Oviduktei. Gegenüberstellung der Vierergruppen. a Seitenansicht, b Polansicht der einen Gruppe von Vierergruppen. Außer den Vierergruppen findet sich noch ein Doppelpünktchen unbekannter Herkunft.

Fig. 31. C. b. „Sekundäres Keimbläschen“. (Das von vielen Autoren als Metakinese beschriebene Stadium.) Gegenüberstellung der Vierergruppen. a Seitenansicht, b Polansicht.

Fig. 32. C. b. Etwas älteres Stadium.

Fig. 33—34. C. b. Umwandlung zur definitiven ersten Richtungsfigur.

Fig. 35. C. b. Abschnürung des ersten Richtungkörpers. a Seitenansicht, b Querschnitt durch die Chromosomengruppen.

Fig. 36. C. b. Paarung der Spalthälften.

Fig. 37. C. b. Paarung der Spalthälften. Bildung X- und H-förmiger Figuren.

Fig. 38. C. b. Durchbruch der Spalthälften in der Mitte. Auswechslung der Einzelchromosomen.

#### Tafel XX.

Fig. 39. C. b. Zweite Richtungsspindel.

Fig. 40. C. b. Metakinese der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 41. C. b. Dyaster der zweiten Richtungsspindel und erster Richtungskörper ( $rk_1$ ). a Seitenansicht, b Querschnitt durch die Chromosomengruppen.

Fig. 42. C. b. Stadium I—II. Aster in Polansicht.

Fig. 43. C. b. Stadium I—II. Querschnitt durch eine Gruppe von Tochterchromosomen.

Fig. 44. Cornea einer Siredon-Larve. Einstellung auf die obere Zellschicht mit ihren kleineren dunkleren Kernen und Zellgrenzen. Die großen blassen Kerne der unteren Schicht sind als durchschimmernd zu denken. Rechts unten ein zwischen beiden Zellschichten sich durchdrängender und einen Kern furchender Leukocyt. In der Mitte ein Spirem mit Andeutung der Gonomerie (zur unteren Schicht gehörig).



## Inhalt.

	Seite
1. Kapitel. Biologische Vorbemerkungen . . . . .	298
Subglacialer Charakter und Fortpflanzungszyklus der limnetischen Copepoden des Titisees.	
2. Kapitel. Zur Entwicklungsgeschichte der Copepoden . . . . .	302
Ueber die Bildung von Dauereiern bei Diaptomus.	
Histologische Differenzierung der Keimbahnzellen.	
3. Kapitel. Die Autonomie der Kernhälften während der Furchung und Gastrulation . . . . .	311
Befunde bei Diaptomus, Cyclops und Crepidula.	
4. Kapitel. Die Autonomie der Kernhälften bis zur Bildung der Keimmutterzellen . . . . .	321
Befunde bei Diaptomus und Heterocope.	
5. Kapitel. Das Verhalten der elterlichen Kernbestandteile während der Reifungsteilungen . . . . .	329
Befunde bei Cyclops brevicornis.	
6. Kapitel. Ueber die Verbreitung des gonomeren Kernzustandes im Tier- und Pflanzenreich . . . . .	348
Kriterien des gonomeren Zustandes.	
Conjugaten.	
Fucus.	
Gefäßkryptogamen.	
Gymnospermen.	
Angiospermen.	
Plathelminthen.	
Ascaris.	
Anneliden.	
Echinodermen.	
Arthropoden.	
Mollusken.	
Tunicaten.	
Selachier.	
Amphibien.	
Säuger (Mensch).	
Rückblick. Kernsekret-Theorie und Nukleinspeicher-Theorie.	

	Seite
7. Kapitel. Allgemeiner Teil . . . . .	373
Wesen der Befruchtung.	
Konkurrenz der Kernhälften. Gemischte Vererbung.	
Mischung der großelterlichen Elemente. Affinität der Chromosomen.	
Individualität der Chromosomen und morphologische Organisation der Kerne.	
Geschlechtsbestimmung.	

## Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bearbeitet von

Professor Dr. BARFURTH in Rostock, Professor Dr. BRAUS in Heidelberg, Privatdocent Dr. BÜHLER, Zürich, Professor Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Professor Dr. FELIX, Zürich, Professor Dr. FLEMMING, Kiel, Professor Dr. FRORIEP, Tübingen, Professor Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Professor Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Professor Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Professor Dr. RICHARD HERTWIG, München, Professor Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Professor Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Privatdocent Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Professor Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER, München, Professor Dr. MAURER, Jena, Professor Dr. MOLLIER, München, Privatdocent Dr. PETER, Breslau, Dr. H. POLL, Berlin, Professor Dr. ROSENBERG, Utrecht, Professor Dr. RÜCKERT, München, Professor Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Professor Dr. STRAHL, Giessen, Professor Dr. WALDEYER, Berlin, Professor Dr. ZIEHEN, Utrecht. Herausgegeben von Dr. Oscar Hertwig, o. ö. Professor, Direktor des anatom.-biol. Instituts in Berlin. Vollständig in etwa 20 Lieferungen zu 4 Mark 50 Pf., die in rascher Folge erscheinen sollen. Bisher erschienen Lieferung 1—8.

## Korschelt, E., Prof. in Marburg und Heider, K., Prof. in Innsbruck, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Erste Lieferung. Erste und zweite Auflage. Mit 518 Textabbildungen. 1902. Preis: 14 Mark.

## Kurzes Lehrbuch der Gynäkologie, herausgegeben von Prof. Dr. Küstner in Breslau, bearbeitet von Prof. Bumm in Basel, Prof. Döderlein in Tübingen, Prof. Gebhard in Berlin, Prof. von Rosthorn in Graz und dem Herausgeber. Mit 260 Abbildungen im Text. 1901. Preis: brosch. 6 Mark, elegant gebunden 7 Mark 50 Pf.

Deutsche med. Wochenschrift v. 26./IX. 1901:

Ein solches Lehrbuch war thatsächlich ein Bedürfnis. Dass ein Buch, welches von fünf Klinikern mit so hervorragenden Erfolgen als Schriftsteller, Lehrer und Praktiker bearbeitet und herausgegeben ist, allen Anforderungen entspricht, ist selbstverständlich. Sehr zweckmässig gerade für den Studenten sind die eingestreuten, kurz abgefassten Krankengeschichten. Die Ausstattung des Buches ist eine sehr gute, die Abbildungen vorzüglich, grossenteils original, der Preis ein sehr mässiger.

## Lehrbuch der inneren Medizin. Bearbeitet von Prof. Dr. Gerhardt, Strassburg; Prof. Dr. Gumprecht, Weimar; Prof. Dr. W. His jun., Leipzig; Prof. Dr. Klemperer, Berlin; Prof. Dr. Kraus, Graz; Prof. Dr. Krehl, Greifswald; Prof. Dr. Matthes, Jena; Prof. Dr. v. Mering, Halle a. S.; Prof. Dr. Minkowski, Köln; Prof. Dr. Moritz, München; Prof. Dr. Müller, Basel; Prof. Dr. Romberg, Marburg; Prof. Dr. Stern, Breslau; Prof. Dr. Vierordt, Heidelberg, herausgegeben von Prof. Dr. von Mering, Halle a. S. Mit 207 Abbildungen im Text. Preis: brosch. 12 Mark, gebunden 14 Mark.

New-Yorker Medic. Monatsschrift. v. November 1901:

Die einzelnen Abschnitte sind klar und erschöpfend behandelt, die Einteilung des Gesamtstoffes ist eine sehr übersichtliche, wozu besonders der verschiedenartige Druck beiträgt. Die zahlreichen Abbildungen sind durchweg vorzüglich ausgeführt und erleichtern in hohem Grade das Verständnis des Textes. Auch die sonstige Ausstattung vonseiten des Verlegers ist als eine vorzügliche zu bezeichnen.

Das v. Mering'sche Lehrbuch der inneren Medizin ist ein vorzügliches Werk und daher sehr empfehlenswert; es wird ohne Zweifel in kürzester Zeit eine grosse Ausbreitung erlangen und sich viele Freunde erwerben.

## von Lenhossék, Dr. M., o. Prof. der Anatomie in Budapest, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. 1902.

Preis: 2 Mark.

Soeben erschienen:

Rosa, Daniel, Prof. d. Zoologie u. vergleichenden Anatomie a. d. k. Universität Modena, Die Progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten.

Im Einverständnis mit dem Verfasser aus dem Italienischen übersetzt von Prof. Dr. Heinrich Bosshard, Zürich. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Skutsch, Dr. Felix, Professor an der Univers. Jena, Geburtshilfliche Operationslehre. Mit 145 Abbildungen im Text. 1901. Preis:

brosch. 8 Mark, geb. 9 Mark.

Verworn, Max, Dr. med. et phil., o. Professor der Physiologie an der Universität Göttingen, Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben. Dritte neu bearbeitete Auflage. Mit 295 Abbildungen. 1901. Preis: brosch. 15 Mark, gebunden 17 Mark.

Soeben erschienen:

— Die Biogenhypothese. Eine kritisch-experimentelle Studie über die Vorgänge in der lebendigen Substanz. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Soeben erschienen:

Weber, Max, Professor in Amsterdam, Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Nach einem Vortrag

auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Karlsbad am 22. Sept. 1902 gehalten, in erweiterter Form herausgegeben. Mit einer Karte. Preis: 1 Mark.

Weismann, Prof. August, Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität Freiburg i. B. Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren. 2 Bände. 1902. Preis: 20 Mark, elegant geb. 22 Mark 50 Pf.

Inhalt: Allgemeine und historische Einleitung. — Das Prinzip der Naturzüchtung. — Die Färbungen der Tiere und ihre Beziehungen auf Selektionsvorgänge. — Eigentliche Mimikry. — Schutzvorrichtungen bei Pflanzen. — Fleischfressende Pflanzen. — Die Instinkte der Tiere. — Lebensgemeinschaften oder Symbiosen. — Die Entstehung der Blumen. — Sexuelle Selektion. — Intraselektion oder Histonselselektion. — Die Fortpflanzung der Einzelligen. — Die Fortpflanzung durch Keimzellen. — Der Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Einzelligen. — Die Keimplasmatheorie. — Regeneration. — Anteil der Eltern am Aufbau des Kindes. — Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. — Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen. — Germinalselektion. — Biogenetisches Gesetz. — Allgemeine Bedeutung der Amphimixis. — Inzucht, Zwittertum, Parthenogenese und asexuelle Fortpflanzung und ihr Einfluss auf das Keimplasma. — Medium-Einflüsse. — Wirkungen der Isolierung. — Bildung abgegrenzter Arten. — Artenentstehung und Artentod. — Urzeugung und Schluss.

Soeben erschienen:

v. Wettstein, Dr. Richard, Professor an der Universität Wien, Der Neo-Lamarekismus und seine Beziehungen zum


Darwinismus. Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der 74. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad am 26. September 1902. Mit Anmerkungen und Zusätzen. Preis: 1 Mark.

Ziegler, Dr. Heinrich Ernst, Professor an der Universität Jena, Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie.

Vortrag gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg am 26. Sept. 1901, mit Anmerkungen und Zusätzen herausgegeben. 1902. Preis: 1 M. 50 Pf.

— Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere

in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.

 Diesem Hefte liegt ein Prospekt der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena, betr. „Lorenz, Kaiser Wilhelm und die Begründung des Reichs“ bei, welcher geneigter Beachtung empfohlen wird.



6692

Jenaische Zeitschrift  
für  
**NATURWISSENSCHAFT**

herausgegeben  
von der  
medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

**Siebenunddreissigster Band.**

Neue Folge, Dreissigster Band.

Drittes Heft.

Mit 7<sup>7</sup> Tafeln und 31 Figuren im Text.

---

Inhalt.

- BOVERI, MARCELLA, Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung.  
Hierzu Tafel XXI—XXIII und 25 Figuren im Text.  
CUNNINGTON, WILLIAM A., Studien an einer Daphnide, *Simocephalus sima*.  
Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems und der feineren  
Anatomie der Daphniden. Hierzu Tafel XXIV—XXVI und 6 Figuren  
im Text.  
BACHMETJEW, P., Biologische Analogien bei schwimmenden p-Nitrotoluol-  
Kügelchen.  
MARCINOWSKI, K., Das untere Schlundganglion von *Distoma hepaticum*.  
Hierzu Tafel XXVII.

---

Preis: 14 Mark.

† J e n a ,  
Verlag von Gustav Fischer.  
1903.

**Auerbach,** Dr. Felix, Prof. an der Universität Jena, Die Weltherrin und ihr Schatten. Ein Vortrag über Energie und Entropie. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Chemische Zeitschrift, II. Jahrg. Nr. 1, vom 1. Oktober 1902:

Es ist gewiss keine leichte Aufgabe, einem Kreise von selbst sehr gebildeten Laien beiderlei Geschlechts ein derart abstraktes Thema, wie es die Lehre von der Erhaltung und Vernutzung der Energie ist, in wissenschaftlicher, aber doch leicht fasslicher und schmackhafter Form vorzutragen. Dieser schwierigen Aufgabe jedenfalls sehr weitgehend gerecht zu werden, ist Auerbach in der Tat gelungen . . . Dem mit dem Gegenstande Vertrauten dagegen wird die Lektüre des durch einige Erweiterungen und Anmerkungen vervollständigten Vortrages zweifellos einige genussreiche Stunden bereiten.

**Benedikt,** Prof. Dr. M., Wien, Das biomechanische (neo-vitalistische) Denken in der Medizin und Biologie. 1902. Preis: 1 Mark 50 Pf.

**Chun,** Carl, Aus den Tiefen des Weltmeeres. Schilderungen von der deutschen Bismarck-Expedition. Mit 6 Chromolithographien, 8 Heliogravüren, 32 als Tafeln gedruckten Vollbildern und 482 Abbildungen im Text. Zweite umgearbeitete Auflage. Preis: brosch. 18 Mark, elegant gebunden 20 Mark.

Die Münchener Neueste Nachrichten vom 11. Januar 1901 sagen über die 1. Auflage:

Ueber das monumentale Werk selbst können wir uns jetzt ganz kurz fassen: es ist einer der vornehmsten und hervorragendsten Beiträge zur gemeinverständlichen Litteratur, ein glänzendes Zeugnis deutscher Forscherfähigkeit, ein bleibendes wertvolles Denkmal einer ergebnisreichen Forschungsreise — ein wahres Prachtwerk für das deutsche Volk. Die Verlagsbuchhandlung hat sich durch die prachtvolle Ausstattung mit den zahllosen hochinteressanten Illustrationen ein ausserordentliches Verdienst erworben. Der Preis des Werkes ermöglicht eine weite Verbreitung, die wir dem Chunschen Buche aufrichtig wünschen.

**von Fürth,** Dr. Otto, Privatdozent an der Universität Strassburg i. E., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. 1902. Preis: 16 Mark.

**Häcker,** Dr. Valentin, Professor an der Technischen Hochschule in Stuttgart, Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Mit 4 Tafeln und 16 Textfiguren. 1902. Preis: 4 Mark.

**Haller,** B., a. o. Professor der Zoologie an der Universität Heidelberg, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Erste Lieferung. Mit 412 Abbildungen im Text. Preis: 8 Mark.

**Jaekel,** Dr. O., Prof. in Berlin, Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Mit 18 Textabbildungen. Abdr. aus den Verhandlungen des V. internat. Zoologen-Kongresses zu Berlin 1901. Preis: 1 Mark 50 Pf.

**von Lenhossék,** Dr. M., o. Prof. der Anatomie in Budapest, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. 1902. Preis: 2 Mark.

**Linck,** Dr. G., o. ö. Professor für Mineralogie und Geologie an der Universität Jena, Tabellen zur Gesteinskunde für Geologen, Mineralogen, Bergleute, Chemiker, Landwirte und Techniker. Mit 3 Tafeln. 1902. Preis: 2 Mark.

# Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomen- bindung.

Von

**Marella Boveri.**

(Aus dem zoologischen Institut zu Würzburg.)

Hierzu Tafel XXI—XXIII und 25 Figuren im Text.

## I. Material. Untersuchungsverfahren. Kurze Uebersicht über den abnormen Vorgang.

Im folgenden soll ein abnormer mitotischer Prozeß genauer analysiert werden, von dem das, was im Leben beobachtet werden konnte, bereits von TH. BOVERI (5) beschrieben worden ist. Derselbe beobachtete, als er kernlose Eifragmente eines *Echinus microtuberculatus*-Weibchens mit Sperma von *Strongylocentrotus lividus* befruchtete, daß bei der ersten Teilung die gesamte von dem eingedrungenen Spermatozoon stammende Kernsubstanz in die eine Tochterzelle gelangte, während die andere nur ein Centrosoma erhielt. Die erstere teilte sich regulär weiter, ihre Abkömmlinge ordneten sich epithelial an, und es entstanden schließlich kleine geschlossene Blastulae, von denen eine 3 Tage am Leben blieb, ohne sich weiter zu entwickeln. Die andere Zelle verhielt sich zunächst ganz entsprechend; in genau gleichem Rhythmus teilte sich ihre Astrosphäre, es entstand ein Amphiaster, aber es kam in den etwa 20 genau verfolgten Fällen nicht zu einer Zellteilung. Die beiden Astrosphären aber verhielten sich weiterhin ganz so, wie wenn die Teilung eingetreten wäre. Sie vermehrten sich auf 4, 8, 16 u. s. w., genau entsprechend der Vermehrung der kernhaltigen Blastomere, so daß schließlich die noch immer einheitliche Protoplasmamasse dicht und ziemlich gleichmäßig von Strahlensonnen durchsetzt war.

Hierzu seien aus den Aufzeichnungen von TH. BOVERI noch folgende Ergänzungen hinzugefügt. Das kernlose Stück beginnt sich nach einiger Zeit in sehr mannigfaltiger und unregelmäßiger Weise einzuschnüren, ohne daß zunächst eine völlige Durch-

schnürung einzutreten scheint. Die Form wird dabei immer unregelmäßiger, und schließlich zerfällt das Stück. Am nächsten Tage hatte sich bei sämtlichen isolierten Objekten der gefurchte Teil als mehr oder weniger regelmäßige Blastula von dem zerfallenden abgelöst. An ganzen Eiern und kernhaltigen Fragmenten, die mit dem gleichen Sperma befruchtet wurden, trat die Abnormität niemals ein.

Da das Material, das aus ganzen und zerschüttelten Eiern bestand, zu den beabsichtigten Bastardzuchtversuchen wegen der abnormen Chromatinverteilung nicht brauchbar war, wurde es zum Zweck einer genaueren Untersuchung der Abnormität im ganzen mit Sperma des vorher verwendeten *Strongylocentrotus*-Männchens befruchtet und in 12 Etappen mit Pikrinessigsäure konserviert. Dieses Material stand mir zur Verfügung, sowie 5 gleichfalls in Pikrinessigsäure konservierte, isoliert gezüchtete Objekte, die in verschiedenen Stadien abgetötet worden waren.

Nach Färbung mit Boraxkarmin ließ sich das Schicksal des Chromatins an den ganzen Fragmenten leicht verfolgen. Feinere Verhältnisse dagegen, wie etwaige Teilung der Chromosomen, Beziehungen zwischen Chromosomen und Spindelfasern, waren an den Totalpräparaten nicht deutlich genug zu sehen, und es ergab sich die Notwendigkeit, Schnitte zu machen.

Das einfachste Verfahren schien zu sein, Eier und Bruchstücke zusammen zu schneiden und erst in den Schnitten die in Betracht kommenden Fragmente auszusuchen. Es war aber äußerst langwierig, sie auf diese Weise aufzufinden. Denn wenn sie auch in genügender Zahl vorhanden waren, um sie in gefärbten Nelkenölpräparaten leicht zu finden, so ist doch der Prozentsatz im Vergleich zu den ganzen Eiern und den kernhaltigen Fragmenten ein sehr geringer. Dazu kommt noch, daß bei beliebiger Schnittführung in der Regel eine sehr genaue Analyse aller Schnitte, die zu einem Stück gehören, nötig ist, um entscheiden zu können, um was es sich handelt.

Da auf diese Weise nicht zum Ziel zu gelangen war, blieb nichts anderes übrig, als die in Betracht kommenden Bruchstücke in Nelkenöl-Deckglaspräparaten mit starker Vergrößerung (Immersion) aufzusuchen, sie dann zu isolieren und zum Schneiden einzubetten. Nach einiger Uebung gelang dies mit großer Sicherheit. Freilich gehen beim Einbetten immer einige von den winzig kleinen, mit bloßem Auge nicht sichtbaren Fragmenten verloren. Dies wurde besonders unangenehm empfunden, wenn ein zum



Schneiden bestimmtes Exemplar sich bei der Betrachtung in toto als besonders interessant erwiesen hatte. Ich suchte deshalb nach einer Methode, derartige Stücke so einzubetten, daß sie nicht verloren gehen können und daß zugleich die Herstellung guter Serienschnitte gesichert ist. Es gelang in der That, ein solches ziemlich einfaches Verfahren zu finden, und da diese Methode, Einzelobjekte, die unter der Grenze der Sichtbarkeit mit freiem Auge stehen, sicher zu schneiden, auch für manche anderen Zwecke geeignet sein dürfte, soll eine ausführliche Beschreibung des Verfahrens an anderer Stelle gegeben werden. Hier sei nur bemerkt, daß das Wesentliche darin besteht, 1) das Objekt aus der mit Xylol gefüllten feinen Pipette nicht auf den Boden des Paraffingefäßes sinken zu lassen, sondern auf eine in gewisser Höhe ausgespannte Haut, die mitgeschnitten wird, und daß 2) an dem Rahmen, über den diese Haut ausgespannt ist, Richtlinien angebracht werden, welche gestatten, die Lage des Objekts vor dem Erkalten mit der Lupe genau zu bestimmen, so daß man den Paraffinblock zurecht schneiden kann, ohne das Objekt in demselben zu sehen.

Zur Färbung der Schnitte wurde M. HEIDENHAIN's Eisen-hämatoxylinverfahren angewendet.

Ein Blick auf die Abbildungen lehrt, worin die Abnormität besteht. Der in das kernlose Fragment eingedrungene Spermakern, anstatt bei der Teilung der Spermasphäre mit beiden Tochter-sphären in Beziehung zu bleiben, findet sich ausschließlich der einen Sphäre angelagert. Nur mit ihr bildet sich während des mitotischen Prozesses eine Verbindung aus, und wenn schließlich zwischen beiden Sphären die Zellteilung eintritt, gelangt das gesamte Kernmaterial in die eine Blastomere. Diese furcht sich weiter und wird zur Blastula, die kernlose geht, nachdem sich das ihr zugefallene Cytocentrum eine Zeit lang vermehrt hat, unter eigentümlichen Formänderungen zu Grunde. Eine genaue Darstellung dieser Verhältnisse und Erörterung der Fragen, die dabei auftreten, soll in den folgenden Abschnitten gegeben werden.

## II. Der Verlauf bis zur Erreichung des Zweizellenstadiums.

Die frühesten Stadien, die in dem konservierten Material enthalten sind, zeigen den Spermakern als Bläschen von beträchtlicher Größe, von einer deutlichen Membran begrenzt. In diesem Bläs-

chen liegt das Chromatin meist noch zu einem Klümpchen zusammengeballt, mehr oder weniger aufgelockert. Der übrige Kernraum erscheint völlig homogen. Zwei Sphären sind stets vorhanden, die deutlich von einander getrennt sind.

Schon auf diesem Stadium ist der Grund gelegt zu der späteren Abnormität in der Teilung. Der Spermakern zeigt sich nämlich mit ganz verschwindenden Ausnahmen der einen Sphäre an- oder eingelagert, während die andere weitauf liegt. Nur in den am weitesten zurückgebliebenen Eiern läßt sich noch eine gewisse Beziehung der beiden Sphären zu einander durch verbindende Faserzüge beobachten (Taf. XXI, Fig. 1), in allen folgenden sind die Sphären vollkommen voneinander getrennt, und es schiebt sich indifferentes Protoplasma mit Dotterkörnchen zwischen sie ein.

Die Umbildung des Kernes vollzieht sich so, wie es TH. BOVERI (4) beschrieben hat. Es tritt kein Gerüststadium auf, sondern aus dem zuerst kompakten Chromatinkörper gehen direkt durch Auflockerung die Chromosomen hervor. Von achromatischer Kernsubstanz, die sich in dem Eikern so reichlich zeigt, ist, wie schon erwähnt, nichts nachzuweisen.

Was nun genauer die gegenseitige Lage von Kern und Sphären anlangt, so ist die Regel, daß der Kern gegen die freie

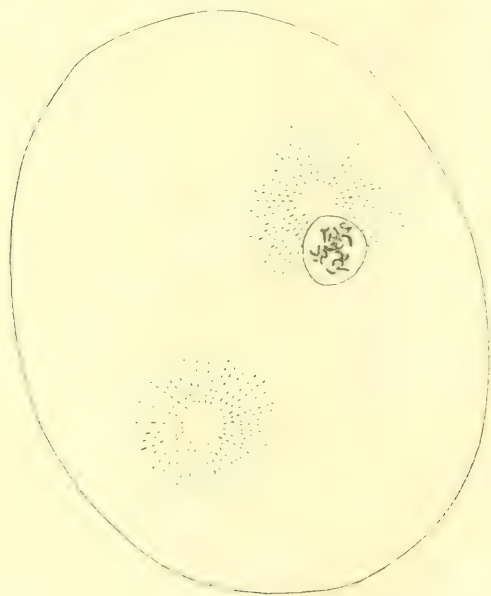


Fig. A.

Sphäre gerichtet ist, wenn auch mit gewissen leichten Abweichungen. Schon diese Abweichungen sprechen dagegen, daß die freie Sphäre einen richtenden Einfluß auf den Kern ausübt. Ganz ausgeschlossen erscheint ein solcher bei einer Kernstellung, wie sie in Textfig. A zu sehen ist, oder gar gegenüber dem Fall von Echinus, welchen TH. BOVERI (4) beobachtet und in Fig. 49 abgebildet hat. Man wird daher die häufige Rich-

tung gegen die frei Sphäre in anderer Weise erklären müssen, worauf ich im Abschnitt V zurückkomme. Es kann jedoch hier darauf hingewiesen sein, daß nach den Beobachtungen über normale Teilung des selbständigen Spermakerns, wie sie sich besonders bei O. und R. HERTWIG (11) finden, die beiden Spermasphären, die durch Teilung entstanden sind, den Kern regulärerweise zwischen sich nehmen. Rückt nun die eine Sphäre in gleicher Richtung weiter ab, so wird der Zustand eintreten, den wir als den häufigsten bezeichnet haben. Für die Abweichungen ist an Fälle zu denken, wo die Teilungsrichtung des Sperma-centrums auf der Verbindungslinie dieses Centrums mit dem Spermakern nicht senkrecht stand.

Fig. 2 und 3 zeigen die Auflösung des Spermakerns, dessen Chromosomen als deutliche Fadenstücke zu erkennen, aber ziemlich dicht zusammengeknäuelte sind. Wenn man diese mit späteren Figuren vergleicht, so ergibt sich, daß einzelne Chromosomen anfänglich näher am Centrosoma liegen als auf einem späteren Stadium. Es folgt daraus, daß zunächst eine Wegbewegung der Chromosomen vom Centrosoma stattfindet. Diese Thatsache ist wichtig für die Feststellung der Kräfte bei der Bildung der normalen Teilungsfigur. Bei der gleichzeitigen Einwirkung zweier Sphären ist es nicht feststellbar, ob die Bewegung der Chromosomen in den Aequator auf einer Abstoßung von der näheren oder einer Anziehung von der entfernten Seite beruht. Als TH. BOVERI diese Frage für das *Ascaris*-Ei erörterte (3, p. 81 und 100), glaubte er, daß nur Anziehungen der Chromosomen vermittelt der Spindelfasern eine Rolle spielen. Und in diesen Fällen scheint in der That, da die Chromosomen zunächst von beiden Sphären weiter abliegen als in der äquatorialen Endstellung, nur diese Anziehung in Betracht zu kommen.

Eine Abstoßung als Bewegungsagens für die Chromosomen hat zuerst WATASÉ (17) in ausführlicher Weise verteidigt, freilich zu weit gehend, indem er auch die Bewegung der Tochterchromosomen in dieser Weise erklären wollte. Für die Anfangsstadien jedoch wird seine Annahme durch meine Beobachtungen bestätigt. Denn da hier an eine Einwirkung von Seite der anderen Sphäre, besonders bei jenen schiefen Lagerungen nicht zu denken ist, muß eine Tendenz in der zugehörigen Sphäre selbst bestehen, die Chromosomen in eine periphere Stellung zu bringen. Man könnte wohl, nach den Erörterungen von RHUMBLER (13), daran denken, daß die Chromosomen bei der Verdichtung und Vergrößerung der

Sphäre ebenso nach der Peripherie gepreßt werden, wie es mit den Dotterkörnchen geschieht.

In Fig. 4, 5 und 6 ist das Kernbläschen völlig geschwunden, die Gruppe der Chromosomen, noch immer sehr dicht, ja vielleicht dichter zusammengedrängt als auf früheren Stadien, liegt direkt im Protoplasma und läßt die Tendenz zu peripherer Lage deutlich erkennen. In allen Präparaten dieses Stadiums ist nun der zu den Chromosomen ziehende Sektor der Sphäre auffallend verstärkt; es scheinen mehr Fasern hier zu sein als in den übrigen Richtungen, vor allem sind es aber viel stärkere Fasern, die sich demgemäß auch stärker färben. Ein solcher Gegensatz des „Spindeldereichs“ gegenüber der indifferenten Sphäre ist für viele Fälle beschrieben worden; er wird zumeist darauf zurückgeführt, daß sich die Spindel aus spezifischem Material, nämlich der achromatischen Kernsubstanz aufbaut. Diese Erklärung ist in unserem Fall ausgeschlossen; der Kern enthält außer dem Kernsatt keine achromatische Substanz. Es müssen also indifferente Sphärenstrahlen sich unter dem Einfluß der Chromosomen in besonderer Weise ausgebildet haben. Etwas Weiteres läßt sich jedoch einstweilen hierüber kaum sagen.

Die Bilder, die sich in meinen Präparaten an die eben besprochenen anschließen, sehen ziemlich abweichend aus, und wenn dies auch gewiß an dem Mangel einiger Zwischenstadien liegt, so kann die Kluft doch keine sehr große sein. Es hat sich ein offenbar sehr rasch verlaufender Prozeß vollzogen, der zu einer weiten Zerstreuung der Chromosomen führt, wobei dieselben jedoch ungefähr gleichen Abstand vom Centrosoma bewahren. So zeigen sie sich nun in Form eines Kugelschalenbezirks um das Centrosoma angeordnet, wie dies aus Fig. 7 ersichtlich ist, in welcher nur diejenigen Chromosomen des Schnittes, die in dem größten Durchschnitt der Sphäre liegen, eingezeichnet sind. Diese Zerstreuung der Chromosomen ist ebenso konstant wie die vorher dichte Lagerung und stellt ohne Zweifel ein essentielles Phänomen des karyokinetischen Prozesses dar.

Auf diesem Stadium nun, wo die Chromosomen weit getrennt liegen, läßt sich an allen guten Präparaten erkennen, daß jedes Chromosoma mit seinem einen Ende einer bestimmten Faser angelagert ist. Sehr häufig hebt sich dieser Radius von den umgebenden durch besondere Dicke und stärkere Färbung ab. Da nun schon auf dem vorigen Stadium die Fasern, die zu der Chromosomengruppe ziehen, durch besondere Stärke ausgezeichnet



waren, liegt die Frage nahe, ob dies die gleichen sein könnten, in welchem Fall eine Zerstreuung, ein Spreizen dieser Radien ganz entsprechend dem der Chromosomen angenommen werden müßte. Eine Sicherheit hierüber zu erlangen, wird selbst an reicherm Material außerordentlich schwierig sein. Als sehr wahrscheinlich wird man dieses Hindurchschieben einzelner Radien zwischen den anderen nicht ansehen können. Doch lehrt Fig. 6, daß sehr erhebliche Divergenzen zwischen benachbarten Fasern vorkommen können.

Aus dem oben Gesagten geht schon hervor, daß jedes Chromosoma eine gewisse Polarität besitzt, der Art, daß nur das eine Ende mit einem der Radien in engere Verbindung tritt. Dieses Ende zeigt sehr häufig schon auf diesem Stadium eine etwas differente Beschaffenheit; es ist in der Richtung, in der es dem Radius anliegt, verbreitert oder läßt sogar die ersten Andeutungen der Längsspaltung erkennen (Fig. 7). Es ist sehr bemerkenswert, daß nur diese angehefteten Enden der Chromosomen den typischen, wenn auch innerhalb gewisser Grenzen variablen Abstand vom Sphärenmittelpunkt einhalten, während die anderen Teile beliebig liegen können. In Fällen jedoch, wo sich die Chromosomen sehr stark verkürzt haben, wie es in Fig. 18 (Taf. XXIII) von einer anderen Serie zu sehen ist, findet man sie meistens auf ihrem Radius senkrecht stehen, wie Flaggen an ihrem Stiel.

Eine letzte Erscheinung, welche für dieses Stadium hervorzuheben ist, ist die, daß die Chromosomen niemals die Peripherie der Strahlenkugel einnehmen, sondern in ihrem Innern liegen, auch daß sehr häufig, vielleicht ist es allgemein giltig, der Radius, der an das Chromosoma tritt, über dasselbe hinaus verfolgt werden kann. Das Seeigel-Ei unterscheidet sich in dieser Beziehung von anderen Objekten. TH. BOVERI hat einige Fälle von einseitiger Chromosomenbindung für das *Ascaris*-Ei beschrieben (3, Fig. 57, 62 und 63); hier finden die Radien, die zu den Chromosomen ziehen, an ihnen ihr Ende. Das Gleiche hat er für *Monaster*-Fälle aus den Spermatocyten von *Astacus* gefunden (6, Fig. 37); das Chromosoma liegt hier gleichfalls am Ende der Faser, wie es dann auch MRAZEK (12) für ähnliche Abnormitäten bestätigt hat.

Fig. 8 zeigt ein ganz ähnliches Stadium, nur mit dem Unterschied, daß hier die Spaltung der Chromosomen in ganzer Länge deutlich ist, ein Zustand, der in der normalen Teilungsfigur das Ende der Aequatorialplatte bezeichnet.

Nun folgt sehr rasch die auch normalerweise eintretende Vergrößerung der Sphären mit dem Auftreten peripherer Radien, womit sich die gleichfalls normale, immer stärkere Abplattung der Sphären verbindet (Taf. XXII, Fig. 9 und 10). Das Wichtigste für diese Stadien, auf welchen im normalen Fall die Trennung der Tochterchromosomen vor sich geht, ist die Erscheinung, daß die Spalthälften sich nicht voneinander lösen, sondern sich vereint dem Centrum der verbundenen Sphäre nähern. Soweit sich das Ende, das früher dem Radius angeschmiegt war, erkennen läßt, geht dieses bei der Bewegung häufig voraus (Fig. 9a und b); doch vermochte ich jene ausgezeichneten Radien auf diesen Stadien nicht mehr nachzuweisen. In Fig. 10 sind die Tochterchromosomen im Begriff, sich voneinander zu lösen; ein Paar ist nur noch mit dem einen Ende in Berührung. Das hierauf folgende Stadium der Kernbläschenbildung ist leider in meinem Material nicht zu finden gewesen. Es folgen gleich Bilder (Fig. 11), wo die primären Bläschen zu einigen größeren verschmolzen sind, die sich schließlich (Fig. 12) zu einer einzigen Vakuole vereinigen. Inzwischen hat sich das Protoplasma zwischen den beiden Sphären durchgeschnürt, und eine kernhaltige und eine kernlose Zelle ist entstanden. Es ist bemerkenswert, daß der Blastomerenkern der Fig. 12, der nur die Bestandteile eines Spermakerns enthält, sich nun von dem Kern einer typischen  $1/2$ -Blastomere nicht unterscheidet. Die achromatische Substanz, die wir im Spermakern völlig vermißt haben, ist hier aufs reichlichste entwickelt.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die beiden Sphären, so muß zunächst über die so variable Stellung ihrer Verbindungslinie zu der Form des Fragments ein Wort gesagt werden. Gewöhnlich allerdings liegt diese Verbindungslinie in dem längsten Durchmesser, aber sie kann zu ihm auch jeden beliebigen Winkel bilden (Fig. 3 und Textfig. A) oder stark excentrisch liegen (Fig. 14). Diese Verhältnisse haben jedoch mit unserer Abnormität nichts zu thun; die Variationen hängen, nach den Feststellungen von TH. BOVERI (7), offenbar davon ab, welchem Bereich des Eies das Fragment entstammt.

In ihrer Umwandlung verhalten sich die beiden Sphären genau gleichwertig und ebenso wie die eines normalen Eies. Das Gleiche gilt von den Centrosomen, deren Erhaltung allerdings in den meisten Fällen ungenügend ist. Der einzige Unterschied in den Sphären liegt in den spezifischen Charakteren, welche durch die Verbindung der einen mit den Chromosomen bewirkt werden.

### III. Uebereinstimmung der beschriebenen Vorgänge mit solchen, wo nur eine Sphäre im Ei vorhanden ist.

Bei einem gemeinsamen Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel während des letzten Winters beobachtete mein Mann Fälle, wo sich das Spermocentrum nicht geteilt hatte und an Stelle der zweipoligen Spindel ein central gelegener Monaster entstand. Da zu erwarten war, daß sich das Chromatin in diesen Fällen ebenso verhalten werde, wie in denjenigen, wo dasselbe bei Vorhandensein von 2 Sphären nur mit der einen in Beziehung tritt, benutzte ich diese Gelegenheit zu einer genaueren Untersuchung. Dieselbe war um so mehr erwünscht, als sie die Möglichkeit in Aussicht stellte, die Lücke zwischen Fig. 10 und 11, die oben erwähnt wurde, auszufüllen, was in der That eintrat. Da in diesen Fällen doppelt so viele Chromosomen vorhanden sind als in dem vorigen, 36 anstatt 18, ist die Kugefläche, welche die Chromosomen nach der Zerstreuung beschreiben, beträchtlich größer und beträgt nicht selten mehr als eine Halbkugel. So sind Schnitte möglich, wie der in Fig. 17 (Taf. XXIII) gezeichnete, wo die Chromosomen annähernd einen Kreis bilden. Im übrigen sind die Verhältnisse mit den vorhin beschriebenen identisch. Fig. 18 bietet bei anderer Schnittrichtung ein etwas späteres Stadium mit Chromosomenspaltung. Fig. 19 zeigt die beginnende Ausbreitung der Sphäre mit Abplattung verbunden; die Spaltung der Chromosomen ist noch deutlicher geworden. Dem oben beschriebenen, in Fig. 10 wiedergegebenen Stadium der Lösung der Spalthälften entspricht Fig. 20, und an diese schließt sich eng der in der anderen Serie fehlende Zustand an, wo sich die Chromosomen in kleine kugelige Bläschen verwandelt haben. Es ist von vornherein zu erwarten, daß sich jede Spalthälfte von nun an wie ein selbständiges Chromosoma verhält. Die Verhältnisse der Fig. 21 lassen keinen Zweifel, daß es so ist. Es müssen ungefähr 72 Tochterchromosomen vorhanden gewesen sein; die Zahl der Kernbläschen in diesem und den beiden Nachbarschnitten beträgt 61; von diesen ist eine große Anzahl auf das deutlichste zu Paaren gruppiert, wie sie den benachbarten Schwesterchromosomen der Fig. 20 entsprechen; einige größere umfassen offenbar 2 Chromosomen, so daß sich die Differenz der Zahl 61 gegenüber der Zahl der vermutlich vorher vorhandenen 72 Tochterelemente einfach erklärt. Spätere Stadien zeigen dann die Verschmelzung der

Kernbläschen, bis schließlich der einheitliche Kern gebildet ist. Der Monaster geht gewöhnlich nach der Ruheperiode in eine zweipolige Figur über, in welcher ungefähr 72 Chromosomen gezählt werden können<sup>1)</sup>).

#### IV. Das weitere Schicksal der kernhaltigen und der kernlosen Blastomere.

##### a) Die kernhaltige Blastomere.

Ueber diese ist wenig zu sagen. Sie verhält sich wie jede normale Blastomere, vermehrt sich durch successive Zweiteilung (Textfig. B—E) und liefert eine Blastula, die, solange ihr noch die andere Blastomere anhängt, als Halbblastula erscheint (Fig. 22 und 23, Taf. XXIII), sich aber nach der Loslösung zu einer vollkommenen Blase schließt. Die Zahl der Chromosomen bei den Teilungen konnte nicht genau bestimmt werden, beträgt aber ungefähr zwischen 30 und 40, also der postulierten Zahl 36 entsprechend.

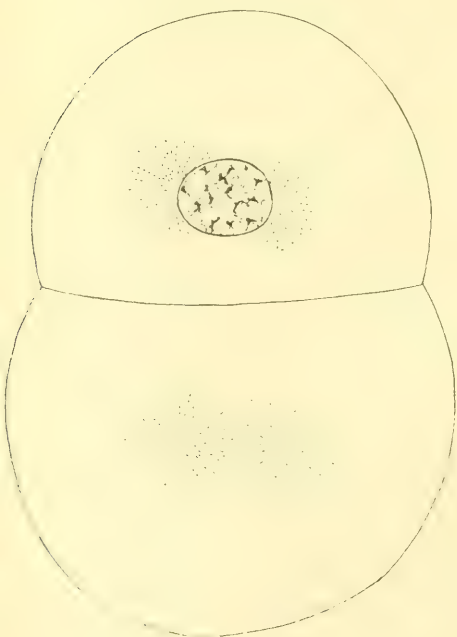


Fig. B.

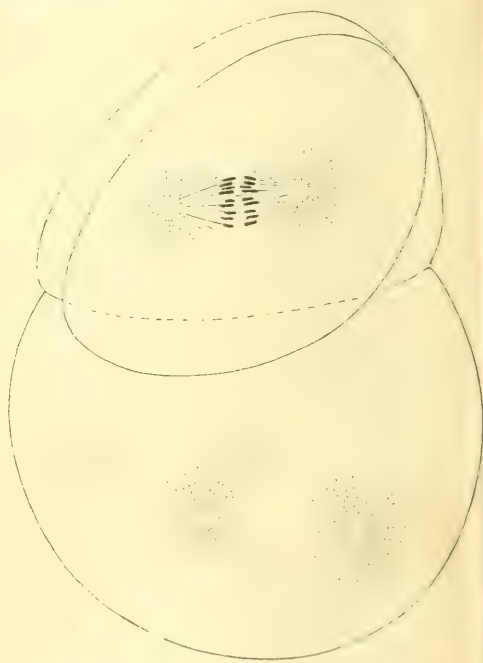


Fig. C.

1) Vergl. hierzu Th. BOVERI (8), p. 73, Anmerkng.



Nach den Erfahrungen über Merogonie ist kaum zu bezweifeln, daß unter besonders günstigen Umständen aus den so entstandenen Blastulae Plutei hervorgehen würden. Freilich wird die Hälfte eines kernlosen Fragments im allgemeinen zu klein sein, um hierzu auszureichen.

### b) Die kernlose Blastomere.

Die wichtigen Verhältnisse, die diese Blastomere darbietet, sind von TH. BOVERI (5) nach dem Leben beschrieben worden. Ich habe die betreffende Stelle in Abschnitt I wiedergegeben. Zu dieser Beschreibung gebe ich hier in Fig. 13, 22—24, sowie in Textfig. B—E Abbildungen, von denen Fig. D und E zwei aufeinander folgende Stadien des gleichen Objekts nach dem Leben darstellen.

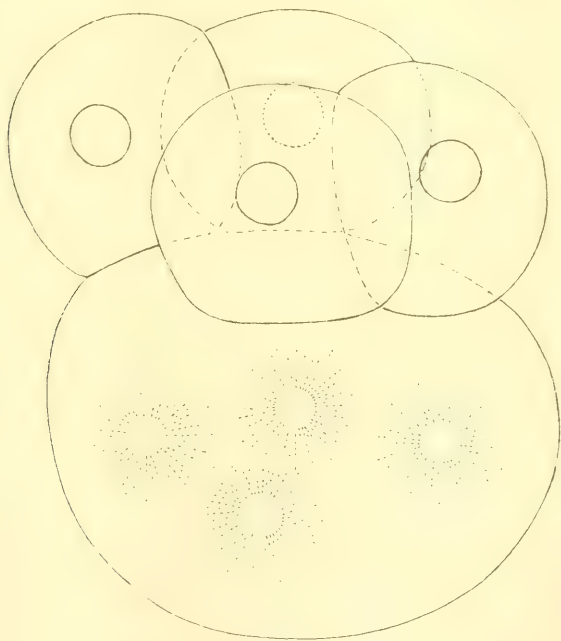


Fig. D.

Aehnliche Vorgänge sind seither auch von H. E. ZIEGLER (21) und E. B. WILSON (20) beobachtet worden. Der Fall von ZIEGLER — nur einmal beobachtet — betrifft ein normal befruchtetes Echinus-Ei, bei welchem die gesamte Kernsubstanz in einer nicht völlig klaren Weise in die eine Blastomere gelangte, während die

andere nur eine Sphäre erhielt. Auch hier trat in dieser kernlosen Zelle eine reguläre Vermehrung der Sphären ein, jedoch mit dem Unterschied, daß zwischen den Sphären, wenn auch verspätet und weniger regelmäßig, eine völlige Durchschnürung des Protoplasmas zu stande kam.

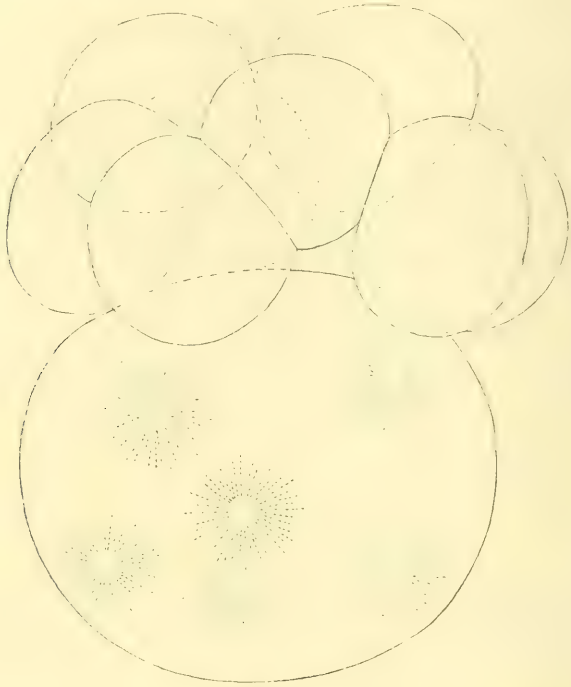


Fig. E.

Die Fälle von WILSON beziehen sich auf Eier, die mit Magnesiumchlorid oder Aether behandelt waren. Ueber die Art, wie hier die Chromosomen nur an den einen Pol gelangen, macht WILSON keine Mitteilung. Das Resultat ist wie bei TH. BOVERI und ZIEGLER eine kernhaltige und eine kernlose Zelle, jede mit einer Sphäre. Allein die kernlose Zelle blieb in den Fällen von WILSON nicht selbständig, sondern vereinigte sich wieder mit der kernhaltigen, und in dieser einheitlichen Masse trat eine successive Zweiteilung der Sphären bis zu 16 ein, von denen die der einen Eihälfte mit Kernen in Verbindung traten und deren Teilung bewirkten, während die der anderen Hälfte frei waren. Jedem Teilungsschritt entsprechend traten Furchen zwischen allen Centren ein, doch zeigten sich diejenigen, welche Kerne hatten, entschieden

stärker. Allein auch in diesem Bereich wurden die Furchen, selbst wenn sie anscheinend völlig durchgeschnitten hatten, wieder rückgebildet.

Wenn wir zunächst diese Fälle von WILSON etwas näher betrachten, so muß wohl angenommen werden, daß in denselben zwei abnorme Zustände vereint zur Wirkung kamen: erstens die abnorme Verteilung des Chromatins und zweitens eine Schwächung der Eier durch die Veränderung des Mediums. Denn die Unfähigkeit kernhaltiger Bezirke, sich ganz und dauernd voneinander abzuschneiden, findet sich nicht im gesunden Ei, auch wenn die Furchung noch so sehr modifiziert ist. Von diesem Standpunkt aus wird sich auch die Differenz leicht verstehen lassen, die zwischen den mir vorliegenden Fällen, sowie dem ZIEGLER'schen einerseits und denen von WILSON andererseits besteht, daß nämlich die kernlose Blastomere bei den letzteren wieder mit der kernhaltigen verschmilzt. Wenn dies infolge des chemischen Beeinflussung zwischen ganz typischen kernhaltigen Zellen auftritt, so ist es natürlich auch zwischen der kernlosen und kernhaltigen Zelle zu erwarten.

Auf der anderen Seite stimmen die Fälle von WILSON und ZIEGLER gegenüber den von TH. BOVERI beschriebenen darin überein, daß der kernlose Bereich eine viel größere Tendenz zur Teilung zeigte, eine Tendenz, die bei ZIEGLER zu wirklicher und dauernder Teilung, bei WILSON wenigstens zu vorübergehender Einschnürung führte, eine Differenz, die wieder durch den allgemein abnormen Zustand des WILSON'schen Falles erklärlich wird.

WILSON hat die Vermutung geäußert, daß diese Furchungsversuche, die wieder rückgängig werden, auch in den Fällen von TH. BOVERI vorhanden gewesen, von ihm aber übersehen sein könnten, da er nur konserviertes Material studiert habe. Diese Vermutung ist jedoch insofern irrig, als TH. BOVERI im Gegenteil nur lebendes Material verfolgt hatte; und ich kann aus seinen Notizen und Skizzen mitteilen, daß Ansätze zur Einschnürung auch hier vorkamen; allein sie führten nur zu oberflächlichen Einbuchtungen, nie zu einer vollen Durchtrennung des Protoplasmas, „es kam nie zu einer Zellteilung“. Vier Objekte, die auf verschiedenen Stadien von ihm konserviert worden waren, lassen das Gleiche erkennen und zeigen sehr schön ein anderes, noch besser im Leben zu beobachtendes Phänomen, daß nämlich die kernlose Blastomere eine immer stärkere amöboide Beweglichkeit gewinnt, die schließlich zu ihrem völligen Zerfall führt. Ein Stadium aus diesem Prozeß zeigt Fig. 24 (Taf. XXIII). Der kernhaltige gefurchte Bereich

ist fast vollständig von dem kernlosen verdeckt, doch erkennt man auf der oberen Seite einige Blastomeren mit ihren Kernen. Die kernlose Masse zeigt die unregelmäßigste Oberfläche; in mannigfaltigster Weise ist sie zu gröberen und feineren Buckeln und Lappen erhoben, die zum Teil wieder miteinander zusammengefloßen sind, einzelne Teile scheinen sich ganz losgeschnürt zu haben, womit der im Leben beobachtete Zerfall eingeleitet wird. Selbstverständlich kann hierbei nicht von Zellteilung die Rede sein. Die sich abschnürenden Bereiche sind auch meist viel zu klein, um den einzelnen Astrosphären zu entsprechen. Wenn man nun hiermit frühere Stadien vergleicht, so ist dieser Prozeß unregelmäßiger Oberflächengestaltung gleichfalls vorhanden, wenn auch viel schwächer ausgeprägt (Fig. 22 und 23), ja es ist nicht unmöglich, daß sich schon hier einzelne Teile vollkommen abgeschnürt haben, obgleich dies an den analysierbaren Stellen, wie Fig. 13 eine wiedergibt, sicher nicht der Fall war. Betrachtet man die Verteilung der Sphären, so wird man auch hier kaum geneigt sein, diesen Prozeß als eine Zellteilung zu betrachten, wenn auch irgend eine gleiche Bedingung zwischen diesen unregelmäßigen Oberflächenveränderungen und denen bei der Furchung bestehen wird.

Sonach ist also ein wirklicher Unterschied unseres Falles speciell gegenüber demjenigen ZIEGLER's unzweifelhaft vorhanden; die Sphären besitzen in ZIEGLER's Fall Fähigkeiten, die ihnen in unserem fehlen. Vielleicht kommt hier in Betracht, daß es sich in diesem letzteren Fall um eine Bastardbefruchtung handelt. Im übrigen haben die Versuche E. B. WILSON's (20) über Seeigel-Eier mit mehr als 2 Centren so große Unterschiede in dem Verhalten der nicht durch Kerne verbundenen Sphären bei der Zellteilung ergeben, daß individuelle Verschiedenheiten ausreichend erscheinen, um die erwähnten Differenzen zu erklären.

Ferner ist es ohne Zweifel, daß, wie TH. BOVERI (5) aus seinen Erfahrungen geschlossen hat, die Ursache für die mangelnde Teilungsfähigkeit irgendwie in dem Fehlen des Kernes liegt. Dagegen muß der von ihm vertretene Satz, daß im Seeigel-Ei<sup>1)</sup> eine

---

1) Der Satz war ausdrücklich nur für das Seeigel-Ei ausgesprochen worden als Einschränkung zu dem früher nach den Erfahrungen an *Ascaris* aufgestellten Satz, daß die Zellteilung nur eine Funktion der Centrosomen und von der Kernsubstanz völlig unabhängig sei (3, p. 179).



bestimmte Beziehung des Kernes zu den Sphären für die Zellteilung notwendig ist, nach den Befunden von ZIEGLER und WILSON dahin eingeschränkt werden, daß es neben Fällen, in denen die Sphären allein Zellteilungen veranlassen können, solche giebt, wo die Sphären ohne Kern nicht im stande sind, unter sonst völlig normalen Bedingungen Zellteilung zwischen sich zu bewirken. Ich komme auf diesen Punkt im nächsten Abschnitt zurück.

Die Zahl und Lagerung der Sphären in der kernlosen Blastomere ist für verschiedene Stadien aus den Textfig. B—E und der Fig. 13 (Taf. XXII) zu ersehen. Soweit eine Zählung möglich ist, entspricht die Sphärenzahl des kernlosen Bereiches derjenigen des gefurchten. So sind in Textfig. E, wo die kernhaltige Blastomere in 8 Zellen zerfallen ist, in der kernlosen 8 Sphären vorhanden, von denen 2 nicht gezeichnet sind, weil sie sich mit 2 anderen fast decken. In dem Präparat der Fig. 13 konnte ich zwischen 60 und 70 Sphären, ziemlich gleichmäßig zerstreut, zählen; die Zellenzahl in der gefurchten Hälfte beträgt 66.

Die Vermehrung der Sphären erfolgt also genau ebenso, wie wenn die Kern- und Zellteilungen mit ihr Hand in Hand gehen. Zugleich bewirkt sie aber eine in dem Zerfließen sich äußernde Umstimmung im Protoplasma, die vielleicht auch mit den normalen Prozessen verbunden ist, dort aber bei der zunehmenden Zerlegung in immer kleinere Bereiche nicht hervortritt.

## V. Vergleichung der beschriebenen abnormen Vorgänge mit normalen.

Bindungen von Chromosomen an eine einzige Sphäre, entweder daß überhaupt nur eine vorhanden ist, oder daß nur eine mit bestimmten Chromosomen in Verbindung getreten ist, sind mehrfach beschrieben worden. Eine kontinuierliche Serie der Veränderungen aber, die die Sphären und Chromosomen in solchen Monasterfiguren erleiden, ist meines Wissens noch nicht beobachtet worden. Da mein Material die aufeinander folgenden Zustände fast lückenlos darbietet, wird eine eingehendere Vergleichung mit den normalen Vorgängen gerechtfertigt sein. Wir wollen die Vergleichung in 2 Perioden einteilen und betrachten zuerst die Vorgänge

a) Bis zur Auflösung des Kernes (Entstehung der Abnormität).

Hier ist vor allem zu erwähnen, daß die Abnormität nicht willkürlich hervorgerufen werden kann. Sie zeigte sich in diesem einen Fall fast an allen in Betracht kommenden Eifragmenten, und daß sie auch sonst bei Befruchtung kernloser Bruchstücke vorkommt, kann aus einer gelegentlichen Beobachtung von TH. BOVERI (4, Taf. III, Fig. 49) entnommen werden. Aber sie ist immerhin eine seltene Ausnahme, und die Ursache für ihr Eintreten ist dunkel. Sie wird auch nicht, wie man vielleicht denken könnte, durch die Bastardierung begünstigt. Trotz dieses in Bezug auf die wirkliche Ursache negativen Ergebnisses lassen sich doch durch genauere Analyse und Vergleichung mit dem typischen Verlauf die Bedingungen des Eintretens genauer präzisieren.

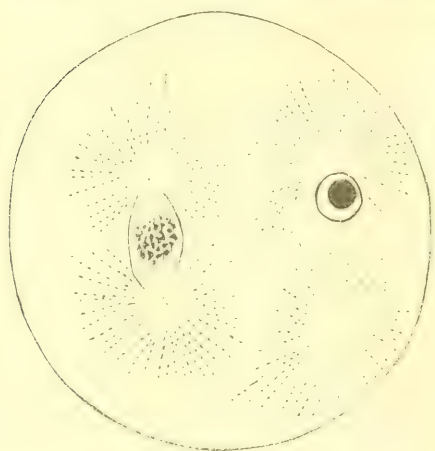


Fig. F.

Zunächst ist hervorzuheben, daß die einseitige Bindung des Kernes, mit einer gleich zu erwähnenden Ausnahme, ausschließlich in solchen Fragmenten gefunden wird, denen der Eikern fehlt. Da in jedem monosperm befruchteten ganzen Ei oder kernhaltigen Fragment meines Materials die typische zweipolige Teilungsfigur entsteht, muß der Mangel des Eikerns eine Bedingung für das Eintreten der Abnormität darstellen.

Dieses läßt sich durch folgende Thatsachen noch genauer bestimmen. Es zeigt sich nämlich, daß die ausschließliche Bindung des Spermakerns an die eine Sphäre nicht nur in Fragmenten ohne Eikern, sondern auch in ganzen Eiern und kernhaltigen Fragmenten an jedem isolierten Spermakern zu stande kommt. Wenn im Fall von Dispermie der eine Spermakern mit seinem Spermocentrum selbständig bleibt, so entsteht nach der Verdoppelung der Sphäre die gleiche einseitige Figur, während aus dem anderen Spermakern, der mit dem Eikern kopulierte, eine normale Spindel hervorgeht (Textfig. F). In doppeltbefruchteten kernlosen Fragmenten

dagegen erhält man zwei einseitige Figuren, deren jede der gewöhnlichen einfachen entspricht (Textfig. G).

Eine zweite wichtige Thatsache ist die, daß die beiden Sphären in dem abnormen Fall viel weiter von einander abstehen, als sie im normalen Fall bei gleichen Protoplasmadimensionen und auf dem gleichen Stadium thun. Um dieses genauer zu erläutern, wird es notwendig sein, auf die Verhältnisse, welche Größe und Abstand der Sphären bedingen, etwas näher einzugehen. Im normal befruchteten Ei haben die Sphären auf jedem Stadium eine bestimmte Größe und Entfernung, die nur innerhalb enger

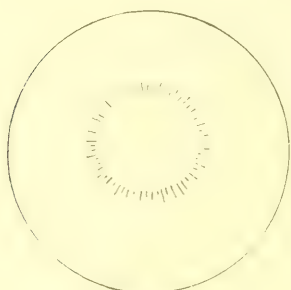
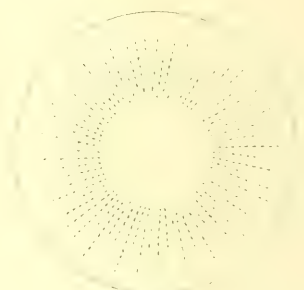
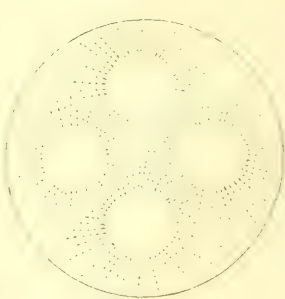


Fig. G.

Grenzen zu variieren scheint. Dies tritt sowohl im Leben wie an konservierten Objekten deutlich hervor. Bezeichnen wir im lebenden Ei als Sphären die beiden homogen erscheinenden Kugeln, so ist deren Größe und Lage aus Textfig. J<sub>1</sub> und J<sub>2</sub> zu ersehen. Textfig. J<sub>1</sub> repräsentiert das Stadium der Aequatorialplatte, die Sphären sind klein und nahe benachbart, die periphere Strahlung ist äußerst schwach. Kurz vor der Teilung weichen im noch kugeligen Ei die Sphären auseinander und vergrößern sich stark, wobei die Strahlung kontinuierlich wächst (Textfig. J<sub>2</sub>). Dies ist die Periode, in der die Tochterchromosomen auseinanderrücken, wie die Schnittpräparate der entsprechenden Stadien zeigen (Textfig. L, M). Ein etwas späteres Stadium zeigt Textfig. N. Hier ist bereits die Abplattung der Sphären eingetreten. Zum Vergleich sei auf die Schnitte, die bei TH. BOVERI abgebildet sind (6, Taf. III, Fig. 27—29), verwiesen.

Zu diesem Befund im normalen Ei haben wir für unsere weiteren Betrachtungen folgende Ergänzungen zu machen. Erstens: Größe und Abstand der Sphären sind nicht allein vom Stadium ab-

hängig, sondern auch von der Menge des Protoplasmas. Dies tritt am klarsten an Fragmenten von verschiedener Größe hervor. Je kleiner das Fragment, um so kleiner sind die Sphären, und um so kleiner ist auf den entsprechenden Stadien ihr Abstand (vergl. die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Textfig. L und O). Aber auch im ganzen Ei zeigt sich das gleiche Gesetz, wenn man Fälle mit verschiedener Sphärenzahl vergleicht. Ich stelle neben den normalen Fall mit zwei Sphären zwei abnorme, einen mit

Fig. H<sub>1</sub>.Fig. H<sub>2</sub>.Fig. J<sub>1</sub>.Fig. J<sub>2</sub>.Fig. K<sub>1</sub>.Fig. K<sub>2</sub>.



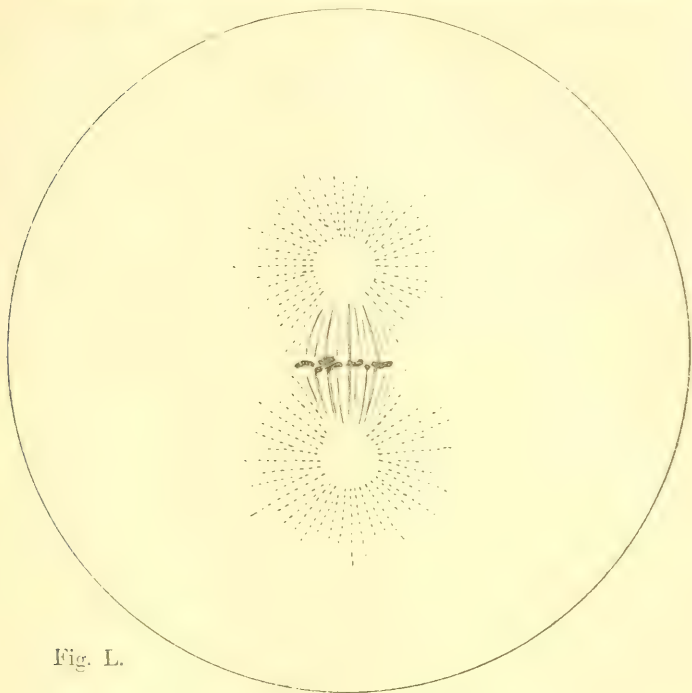


Fig. L.

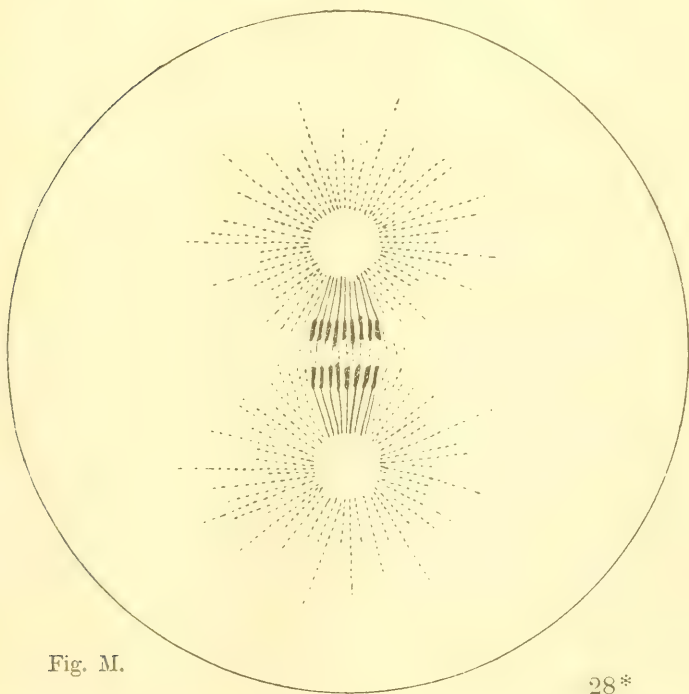


Fig. M.

einer Sphäre (Textfig.  $H_1$  und  $H_2$ ), indem sich hier das Spermocentrum abnormerweise nicht geteilt hat und ein central gelegener riesiger Monaster<sup>1)</sup> entstanden ist, und einen mit 4 Sphären, auf Dispermie zurückzuführen (Textfig.  $K_1$  und  $K_2$ ). Man sieht aus dieser Vergleichung, daß die Sphären um so kleiner sind, je mehrere sich in die gleiche Protoplasamasse zu teilen haben. Im übrigen bemerkt man hier die gleiche Erscheinung, daß die Sphären, die zuerst relativ klein und fast strahlenlos waren, in

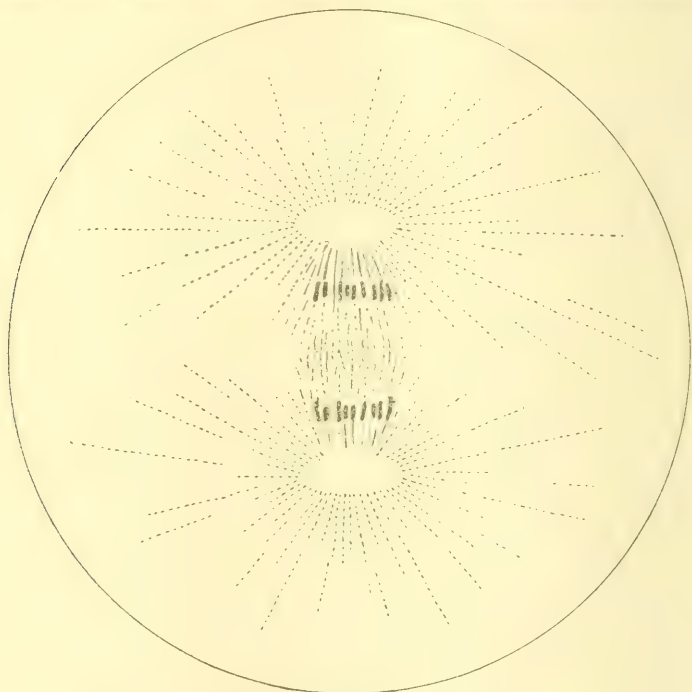


Fig. N.

einem bestimmten Zeitpunkt zu wachsen anfangen, sich dabei, wenn es mehrere sind, voneinander entfernen, wobei eine mächtige, bis zur Eioberfläche reichende Strahlung erscheint.

Der zweite Punkt betrifft die Abhängigkeit der Sphärenentfernung von der Kernsubstanz. Die wichtigen That-sachen, um die es sich hier handelt, lassen sich am besten an dispermen Eiern studieren, in denen nur der eine Spermakern mit dem Eikern verschmolzen ist, während der andere selbständig bleibt, was

1) Vergl. Abschnitt III.

häufig zur Entstehung zweier paralleler Spindeln führt. In diesem Fall ordnen sich die 4 Centren nicht zu den Ecken eines Quadrats an, wie da, wo alle 4 Sphären durch Chromatin verbunden sind, sondern die unverbundenen Paare sind stets beträchtlich weiter voneinander entfernt als die verbundenen (Textfig. P). Dies gilt jedoch nur für das Stadium der Aequatorialplatte. Sowie durch Spaltung der Chromosomen die verbundenen Sphären voneinander gelöst sind und das normale Auseinanderweichen beginnt, treten solche Verschiebungen ein, daß kurz vor der Teilung eine nahezu



Fig. O.

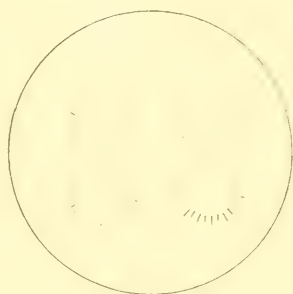


Fig. P.



Fig. R.

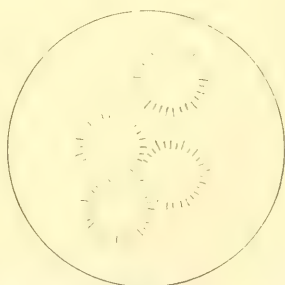


Fig. Q.

quadratische Stellung der 4 Centren erreicht sein kann. Eine ganz entsprechende Erscheinung findet sich, wenn sich im dispermen Ei eine Sphäre nicht an der mitotischen Figur beteiligt; dann bilden die 3 anderen ein gleichseitiges Dreieck, die unverbundene liegt abseits (Textfig. Q u. R).

Wenn wir mit diesen Erfahrungen zu der Thatsache zurückkehren, daß diejenigen Sphären, die nur einen Spermakern zwischen sich enthalten, wo also die einseitige Bindung zu stande kommt, viel weiter voneinander entfernt sind als Sphären mit normalem



Fig. S.

ersten Furchungskern (vergl. Textfig. F, p. 416, sowie S und T), so werden wir daraus schließen müssen, daß der normale erste Furchungskern eine zusammenhaltende Wirkung auf die Sphären ausübt, die dem selbständigen Spermakern in unserem Fall fehlt.

Ein gewisses Verständnis hierfür läßt sich, wie mir scheint, durch eine Betrachtung der normalen Vorgänge gewinnen.

Aus den neueren Arbeiten über die Befruchtungsvorgänge bei Seeigel-Eiern ist bekannt, daß die Teilstücke des Spermocentrums



in der Regel so auseinanderweichen, daß sie den Spermakern in die Mitte nehmen bezw. daß eine von der Mitte ihrer Verbindungslinie gegen den Spermakern gezogene Linie auf dieser Verbindungslinie senkrecht steht. Es seien die Fig. 6a (Taf. I), Fig. 12 (Taf. VI) bei O. und R. HERTWIG (11), Fig. 3 bei E. B. WILSON (19) angeführt. Bei der normalen Befruchtung tritt der Spermakern zwischen den beiden Centren mit dem Eikern in Kontakt und verschmilzt mit ihm, die Centren weichen nun am ersten Furchungskern auseinander und stellen sich, indem er sich zwischen ihnen streckt, an entgegengesetzte Pole. Bei diesem Vorgang prägt



Fig. T.

sich sehr deutlich aus, daß zwischen den Centrosomen und dem Kern eine Art von Anziehung besteht; die Centrosomen halten sich an die Kernmembran oder umgekehrt: das Kernbläschen sucht sich an die Centrosomen anzuschmiegen.

Mit besonderer Deutlichkeit tritt diese Anziehung in den primären Blastomeren hervor, wofür auf die Darstellung von TH. BOVERI (6) hingewiesen sei. In seinen Fig. 33 (Taf. III), Fig. 50 und 51 (Taf. IV), Fig. 66 und 67 (Taf. V) ist zu sehen, wie der

entstehende Kern sich dem hantelförmigen Centrosom anschmiegt und dermaßen anpaßt, daß er sich in gleicher Richtung in die Länge streckt. Diese Beeinflussung tritt besonders auffallend auch durch Vergleichung von Fig. 34 und 35 (Taf. III) hervor. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß die Tendenz des Kernes, den Centrosomen angelagert zu bleiben, eine so intensive ist, daß dadurch die Formveränderung verursacht wird.

Diese Attraktion muß es offenbar sein, die bewirkt, daß Sphären, die einen Kern zwischen sich haben, nicht so weit auseinanderweichen, wie unverbundene es thun. Wir sehen hier zwei einander widerstrebende Tendenzen: die Centren suchen sich bis auf einen gewissen Abstand voneinander zu entfernen, der uns aus den Fällen, wo sie nicht verbunden sind, bekannt ist, und den wir ihre Gleichgewichtslage nennen wollen. Der Kern muß diesem Bestreben folgen, er kommt ihm durch seine Vergrößerung und vor allem durch Streckung bis zu einem gewissen Grad nach. Von da an aber hält er nun seinerseits die Sphären fest und verhindert sie, ihre Gleichgewichtslage wirklich zu erreichen.

In unseren Fragmenten, die nur einen Spermakern enthalten, siegt in diesem Widerstreit die Entfernungstendenz der Sphären. Zur Erklärung wird man vor allem an die Kleinheit des Spermakerns zu denken haben, wobei man zu folgender Vorstellung käme. Die Sphären suchen sich voneinander zu entfernen, der Kern sucht mit beiden in Kontakt zu bleiben. Da er dies nicht kann, weil er so klein ist, bleibt er je nach Zufall an einer von beiden hängen, während die andere ganz unabhängig geworden ist. So können die Sphären hier bis zu ihrer Gleichgewichtslage auseinanderweichen. Diese Auffassung würde zugleich die oben besprochene Thatsache erklären, daß der Spermakern fast stets gegen die freie Sphäre gerichtet ist.

Unerklärt bleibt hierbei, warum dieser Zustand in gewissen Fällen als fast ausnahmslose Regel, in anderen nur selten oder gar nicht eintritt. Dieser Frage wird sich erst näher kommen lassen, wenn man beiderlei Fälle vergleichend mit Rücksicht auf diesen Punkt studiert haben wird. Natürlich muß in unserem Fall irgend eine Besonderheit, sei es im Spermakern<sup>1)</sup>, sei es im Ei-

1) Man könnte an den Mangel achromatischer Kernsubstanz denken, der nach der Beobachtung von O. und R. HERTWIG (11) und DOFLEIN (10) in meinem Fall als etwas Ungewöhnliches anzusehen sein dürfte.

protoplasma oder in den Centren, vorhanden sein, welche das Eintreten begünstigt. Aber an das, was man auf den ersten Blick vielleicht für das Nächstliegende halten möchte, eine „ungleiche Stärke“ der Centrosomen, kann vorläufig am allerwenigsten gedacht werden. Auch sind die beiden Sphären in jeder Hinsicht gleichartig entwickelt; ihre Centrosomen und Centriolen, soweit erkennbar, zeigen nicht die geringsten Unterschiede.

### b) Von der Kernauflösung bis zur Teilung.

Wenn wir zuerst die Schicksale der Chromosomen ohne Rücksicht auf ihre Lagerung und Bewegung betrachten, so läßt sich sagen, daß sie mit denen bei normaler Teilung völlig identisch sind. Der Kern löst sich auf, die Chromosomen, verkürzt und verdickt, erleiden die Längsspaltung, die Tochterchromosomen bilden Bläschen, die zu einem einheitlichen Kern verschmelzen. Diese Vorgänge sind somit von der Wirkung mehrerer Pole ganz unabhängig.

Von großem Interesse ist es, die Lagebeziehungen der Chromosomen zu dem einfachen Radiensystem auf verschiedenen Stadien zu verfolgen. Wir wollen von einem Mittelstadium ausgehen, wie es in Fig. 7 und 8 dargestellt ist, Bilder, die besonders häufig zur Beobachtung kommen, so daß wir hier offenbar ein Stadium von langer Dauer, entsprechend der Äquatorialplatte normaler Eier, vor uns haben. Wie TH. BOVERI (3, p. 81 ff.) zuerst für ähnliche Zustände im *Ascaris*-Ei eingehend erörtert hat, sind die Chromosomen alle in einem ziemlich gleichmäßigen Abstand vom Centrum angeordnet, bilden also in ihrer Gesamtheit eine Kugelschale. Bei *Ascaris*, wo die Chromosomen bei der Kernauflösung weiter vom Centrum entfernt waren als auf diesem Stadium, konnte hieraus auf eine Attraktion geschlossen werden, welche die Sphäre auf die Chromosomen ausübt. In meinen Fällen kann für entferntere Chromosomen gleichfalls eine solche Attraktion in Betracht kommen; sicher aber muß, wie p. 405 hervorgehoben, das Umgekehrte stattfinden, daß nämlich einzelne Chromosomen zunächst nach der Peripherie verschoben werden. Eine Messung der Abstände auf den Stadien der Kernauflösung und derjenigen in den nächstfolgenden Stadien (vgl. Fig. 2 und 4) läßt hieran keinen Zweifel. Die Chromosomen werden, wohl im Zusammenhang mit einem Gesamtwachstum der Sphäre, weiter vom Centrum abgedrängt.

In dieser Bewegung liegt ohne Zweifel ein wichtiger Faktor für die Bildung der normalen Äquatorialplatte; üben zwei dicht benachbarte Sphären auf das Chromatin, das sich zwischen ihnen befindet, die gleiche Wirkung aus, so muß schon dadurch eine annähernd äquatoriale Zusammendrängung erfolgen.

Eine zweite wichtige Thatsache, die unsere Monasterfiguren uns gelehrt haben, ist die Chromosomenverstreung, eine Erscheinung, die nur als gegenseitige Abstoßung, sei sie im übrigen vermittelt, wie sie will, bezeichnet werden kann. Auch hierüber liegen für *Ascaris* einige verwandte Beobachtungen vor. TH. BOVERI (3, p. 106) ist dort durch seine Analyse der Teilungsfigur zu dem Resultat gekommen, daß in der Spindel eine Spannung herrschen muß, die jeden Punkt jedes Chromosoms, der von Fädchen besetzt ist, in die Spindelachse zu führen sucht, so daß eine möglichst enge Zusammenlagerung aller Chromatinteile um die Achse herum resultieren müsse. Dies war in der That zu konstatieren, jedoch nur bis zu einem gewissen Grade. Die Schleifen halten gewisse Entfernungen voneinander ein, die sich als „unüberschreitbar“ darstellen. ZUR STRASSEN (15) hat später ganz ähnliche Erörterungen angestellt (p. 662); er spricht von einem auffälligen sich Suchen und doch Vermeiden und glaubt, hierfür aktive, vielleicht chemotaktische Leistungen der Chromosomen selbst verantwortlich machen zu sollen. Mir scheint, da für die Annäherung die Anordnung der Spindel eine genügende mechanische Erklärung giebt, nur das sich „Vermeiden“ auf eine aktive Wirkung der Chromosomen zurückzuführen zu sein; und meine Beobachtungen an den Seeigel-Monastern zeigen deutlich, daß hier, wenn nicht beide Pole wirken, nur ein Fliehen der Chromosomen zu konstatieren ist.

Vergleichen wir nun diesen Zustand mit dem normalen, so tritt die Erscheinung der Verstreung hier kaum hervor; jedenfalls beschreibt die normale Äquatorialplatte, obgleich sie aus doppelt so vielen Elementen besteht, eine viel kleinere Fläche als unsere Monaster-Kugelfläche. Worauf dieser Unterschied, der natürlich seinen Grund darin haben muß, daß hier zwei, dort eine Sphäre wirken, genauer beruht, soll später erörtert werden. Hier sei nur bemerkt, daß etwas von jener Entfernungstendenz der Chromosomen doch in der zweipoligen Figur gleichfalls bemerkbar ist. Haben sich die Kernelemente auch vorher vielfach berührt, so halten sie nun gewisse Abstände ein, wenn auch nicht so regelmäßig wie bei *Ascaris*, wie man auf den Flächenbildern von



Aequatorialplatten von Echinus bei TH. BOVERI (4, Fig. 43–45) sieht. Wir werden also die abstoßende Wirkung der Chromosomen aufeinander auch hier anzunehmen haben, wenn auch infolge eines gegenwirkenden Einflusses nicht in voller Stärke sich äußernd.

Es hat bei unseren Kenntnissen kaum einen Zweck, Betrachtungen über die Natur dieser Abstoßung anzustellen, dagegen ist darauf hinzuweisen, daß dieselbe eine sehr zweckmäßige Einrichtung ist. Sie verleiht jedem Chromosoma einen gewissen Spielraum, so daß es die Bewegungen bei der Spaltung ungehindert ausführen kann. Wenn die Chromosomen sich hierbei eng zusammendrängen würden, so müßten wohl viel häufiger abnorme Verteilungen vorkommen, als wir solche thatsächlich beobachten.

Es wurde oben konstatiert, daß jedes Chromosoma mit dem einen Ende einer bestimmten Faser seiner Sphäre angelagert ist. Hierzu ist nun nachzutragen, daß dies in gleicher Weise für die Chromosomen der normalen Aequatorialplatte gilt, obgleich es in den bisherigen Arbeiten noch nicht hervorgehoben worden ist. Allerdings ist dieses Verhalten hier viel weniger auffallend als bei anderen Objekten, weil erstens zahlreiche andere Fasern dazwischen sind und zweitens die Chromosomen meist so dicht gehäuft sind, daß nur günstige Stellen in ganz dünnen Schnitten die Insertion, wie in Fig. 16  $\alpha$  (Taf. XXII) gezeichnet, erkennen lassen.

Wir haben oben für den Monaster festgestellt, daß nur die dem Radius angelagerte Seite annähernd bestimmte Entfernung vom Centrum einhält, wogegen in der Lagerung der übrigen Abschnitte variable Verhältnisse angetroffen werden. Ganz das Gleiche zeigt die normale Spindel (Fig. 16  $\alpha$ ). Man erhält aus beiden Fällen den Eindruck, daß nur jenes ausgezeichnete Ende der Chromosomen direkt von den Sphären beeinflusst ist, alle anderen Teile nur insofern, als sie mit jenem verbunden sind.

Sehr interessant ist eine Vergleichung des Abstandes der Chromosomenfläche vom Centrum der Sphäre in den beiden Fällen. Ich habe, um diese und einige andere Verhältnisse in möglichst einfacher Weise zur Anschauung zu bringen, in Textfig. U, V und W immer ein Stadium der Abnormalität mit einem gleich großen normalen so zusammengezeichnet, daß die Teilungsfiguren dicht nebeneinander stehen und die oberen Centren beider auf einer horizontalen Linie liegen. In Textfig. U ist in dieser Weise der Dauerzustand der normalen zweipoligen Figur (Aequatorialplatte) mit dem Dauerzustand bei einseitiger Bindung (Anordnung der Chromosomen zur Kugelschale) zusammengestellt. Man sieht,

daß der Abstand der Chromosomen vom Centrum im letzteren Falle erheblich geringer ist. Man könnte denken, daß der in

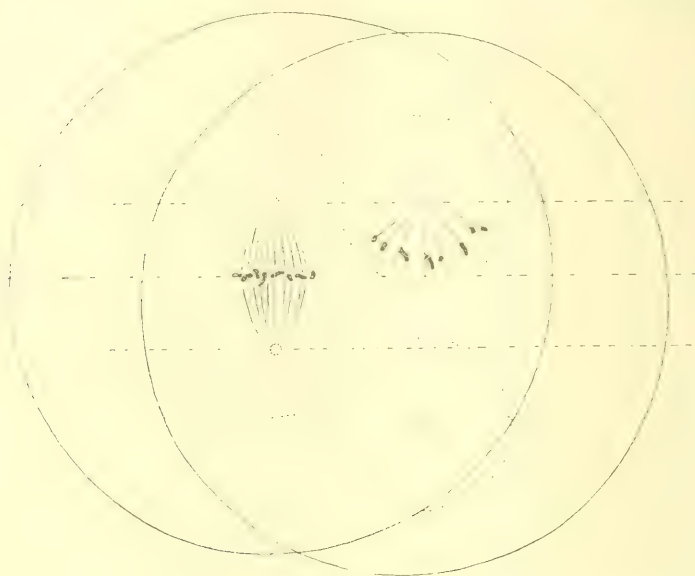


Fig. U.

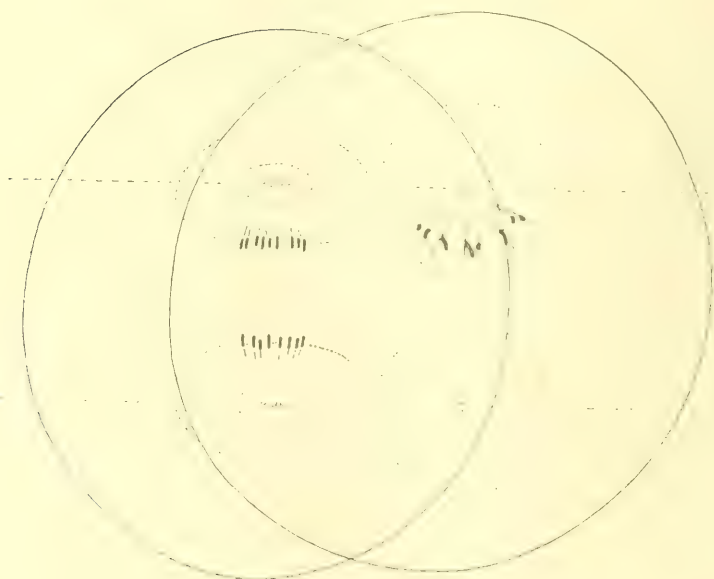


Fig. V.

Textfig. U wiedergegebene Monaster bereits ein späteres Stadium repräsentiere, auf dem die Wanderung der Chromosomen gegen die Pole begonnen habe. In der That entspricht der Abstand ungefähr demjenigen, den normale Figuren in späten Anaphasen darbieten, wie Textfig. V lehrt, wo der gleiche abnorme Fall mit einer normalen Anaphase zusammengestellt ist. Allein einmal geht schon aus dem Zustande der Centrosomen und Sphären hervor, daß die in Textfig. U nebeneinander gestellten Stadien und nicht die der Textfig. V einander entsprechen, und zweitens

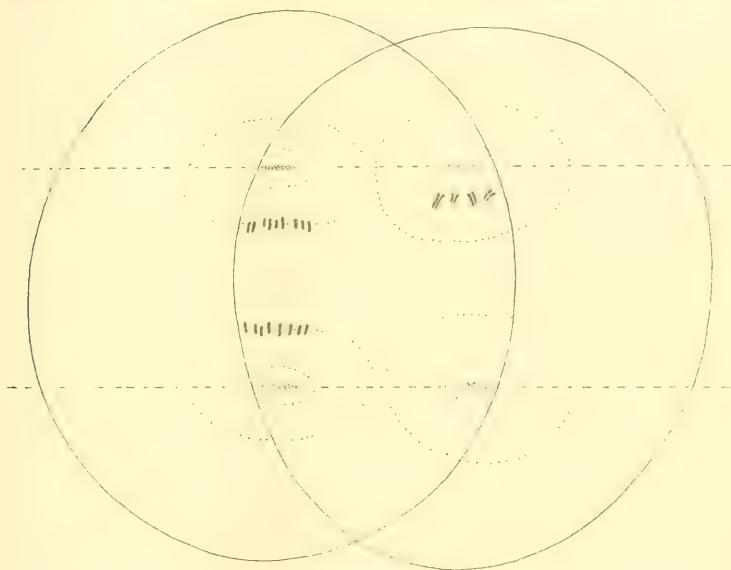


Fig. W.

zeigen Stadien mit zerstreuten, zur Kugelschale angeordneten Chromosomen nach meinen Erfahrungen niemals einen größeren Abstand als den gezeichneten.

Ich glaube sonach zu der Behauptung berechtigt zu sein, daß die Chromosomen bei ausschließlicher Einwirkung nur einer Sphäre nach der Gewinnung ihrer typischen Lage niemals einen so großen Abstand von dem Centrum aufweisen wie bei der Einwirkung zweier. Es muß also im letzteren Fall ein Zug von der Gegenseite stattfinden, der in keiner Sphäre eine so starke Annäherung der Chromosomen an das Centrum gestattet, wie es den Wirkungen dieser Sphäre allein entspräche.

Werfen wir nun von hier einen Blick zurück auf die Stadien

nach der Kernauflösung, wo die Chromosomen noch zu einem Häufchen zusammengedrängt sind (Fig. 4—6), so ergibt sich, daß ihr Abstand vom Centrum durchschnittlich größer ist als auf dem Stadium der Kugelschale. Es wird daraus zu schließen sein, daß der mit der Zerstreuung eintretende typische Abstand erst durch die nun zu stande kommenden Beziehungen der einzelnen Chromosomen zu bestimmten Sphärenstrahlen vermittelt wird.

Die auf den Dauerzustand folgenden Phasen ergeben zwischen unserer Abnormität und den normalen Verhältnissen die größten Unterschiede, indem eben hier der eigentliche Zweck der zweipoligen Figur, die richtige Verteilung der Chromosomenhälften in die Erscheinung tritt. Das normale Ei läßt jetzt erkennen, wie die Chromosomen an der mit den Radien (Spindelfasern) verbundenen Seite sich zu spalten beginnen, worauf die Spalthälften unter Bildung charakteristischer Y-förmiger Figuren nach entgegengesetzter Richtung auseinanderweichen, bis sie schließlich völlig voneinander gelöst sind. Dadurch daß die Seite, die sich zuerst spaltet, bei der Entfernung immer voraus geht, stehen sich die Schwesterfäden schließlich fast in einer geraden Linie gegenüber. Die weiteren Veränderungen bestehen zunächst wesentlich in der immer größeren Entfernung der Tochterplatten.

Von den charakteristischen Bildern, die auf diese Weise zu stande kommen, läßt der Monaster nichts erkennen. Die Längsspaltung der Chromosomen beginnt zwar auch hier an der Seite, welche dem Radius angelagert ist (Fig. 7), allein die Spreizung zur Bildung der Y-förmigen Figur findet nicht statt; vielmehr treten nun Bilder auf, wo man die Schwesterfäden in ganzer Länge durch eine farblose Linie getrennt findet (Fig. 8 und 9); Zustände, wie sie bei einer normalen Teilung nie zur Beobachtung kommen. Der Raum zwischen den Schwesterchromosomen wird allmählich größer, aber abgesehen von einer geringeren Divergenz an der ursprünglich festgehefteten Stelle, sind sie fast stets annähernd parallel gestellt (Fig. 10 und 20), bis die Bildung der Kernbläschen beginnt.

So sieht man, daß zwar die Spaltung selbst ein Prozeß ist, den das Chromosoma ohne zweiseitige Einwirkung erfährt, daß aber die Trennung der Schwesterfäden auf zwei weit entfernte Stellen nur unter der Einwirkung beider Sphären möglich ist und daß vor allem im Chromosoma selbst nicht die Kräfte liegen, um jene Spreizung der Metakinese zu bewirken. Sie muß eine Wirkung der beiderseits angreifenden Sphären sein.



Wie Th. BOVERI (6) für die normalen Prozesse im Seeigel-Ei betont hat, kombiniert sich die Entfernung der Tochterplatten von einander aus zwei Prozessen; in der ersten Periode beruht sie in einem Auseinanderweichen der ganzen Spindelhälften, ohne daß sich der Abstand der Chromosomen vom Pol erheblich ändert, in der zweiten bleibt die Entfernung der Centren im wesentlichen konstant, und die weitere Entfernung der Tochterplatten voneinander beruht darauf, daß jede näher an ihr Centrum heranrückt [vergl. die Fig. 27—32, 56—59 bei Th. BOVERI (6) und Plate VIII bei E. B. WILSON (18)].

Der erstgenannte Vorgang kann natürlich da, wo es sich überhaupt nur um die Beziehung zu einer Sphäre handelt, nichts Vergleichbares haben, selbst wenn eine weitere Entfernung der Sphären voneinander stattfinden würde. Allein das für den normalen Fall so charakteristische Auseinanderweichen der Sphären, welches mit ihrem gewaltigen Wachstum Hand in Hand geht (vergl. Textfig. H—K), kommt bei unserer Abnormität überhaupt nicht zu stande.

Bevor wir diesen Unterschied näher betrachten, sei eine kurze Vergleichung der Sphärenverhältnisse in beiden Fällen eingeschaltet. Der Hauptunterschied, auf dem die ganze Abnormität beruht, ist uns bekannt; er besteht darin, daß die beiden Sphären in dem abnormen Fall von ihrer Entstehung an viel weiter voneinander entfernt sind, und daß damit jede Beziehung zwischen ihnen, sei es durch verbindende Fasern, sei es durch den Kern oder seine Chromosomen, fehlt. Mit diesem größeren Abstand hängt es wohl zusammen, daß hier die Sphären beträchtlich größer sind als in gleich großen normalen Stücken (Textfig. U). Nach dem, was oben über die Abhängigkeit der Sphärengröße von dem verfügbaren Plasmabereich festgestellt werden konnte, ist dieser Unterschied erklärlich. Auch in einem und demselben Ei zeigen sich weit abgelegene Sphären größer als eng zusammengedrückte, wie aus Textfig. R. ersichtlich ist.

Im übrigen verhalten sich die Sphären und ihre Centren wie im normalen Ei; sie wachsen, ihre Radien breiten sich aus, schließlich werden sie abgeplattet mit Streckung in einer Richtung senkrecht zur Teilungsachse, womit die allmähliche Verdoppelung eingeleitet wird. Nur ein Unterschied läßt sich bei diesen durchaus identischen Vorgängen bemerken: die Sphären in unserem abnormen Fall zeigen, wie oben schon erwähnt, keine Entfernungstendenz während ihres Wachstums, wie die normalen sie so deutlich dargeboten haben. Diese Thatsache ist aus Textfig. V und W zu

sehen, in denen das gleiche Stadium einer normalen Anaphase mit zwei Stadien der Abnormalität zusammengestellt ist, und zwar in Textfig. W mit dem nach der Beschaffenheit von Centrosom und Sphäre entsprechenden Zustand, in Textfig. V mit demjenigen, welches der normalen Aequatorialplatte entspricht. Man sieht, daß in dem abnormen Fall schon auf diesem frühen Stadium die Sphären ebenso weit voneinander entfernt sind, wie später, daß sie also während der ganzen Periode ihre Lage nicht verändern, und andererseits, was nun diesem Thatbestand erst seine volle Bedeutung giebt, daß die konstante Entfernung, die sie einnehmen, genau derjenigen entspricht, welche die zunächst verbundenen Sphären des normalen Falles bei ihrem Auseinanderweichen schließlich erreichen <sup>1)</sup>. Wir kommen so zu dem Satz: die nicht verbundenen Sphären nehmen von Anfang an diejenige gegenseitige Stellung (Gleichgewichtslage) ein, welche verbundene Sphären erst bei ihrer Lösung voneinander während des karyokinetischen Prozesses gewinnen. Auf die Wichtigkeit dieses Sachverhalts komme ich unten zurück. Ein Unterschied bleibt allerdings auch auf den Endstadien bemerkbar, das sind die Verbindungsfasern der normalen Figur, von denen unsere abnormen nichts zeigen.

Kehren wir von hier zu den Schicksalen der Chromosomen zurück, so liegt der zweite Faktor, welcher bei der Entfernung der normalen Tochterplatten, wie erwähnt, eine Rolle spielt, in einer Annäherung der Tochterchromosomen an ihr Centrosoma. Dieser Vorgang, der mit den eigentümlichen und schwer zu analysierenden Umbildungen von Centrosom und Sphäre in dieser Periode zusammenhängt, endigt schließlich damit, daß sich die entstehenden Kernbläschen dem abgeplatteten und hantelförmig gewordenen Centrosom eng anlegen (vergl. TH. BOVERI, 6. Fig. 30—33, 49—51). Es ist verständlich, daß diese Wirkung, welche jede normale Sphäre nach ihrer Entfernung von der anderen Sphäre ihrer Tochterplatte gegenüber entfaltet, von dem Monaster in ähnlicher Weise auf die ihm eingelagerten Doppelchromosomen ausgeübt wird (Fig. 9—11). Zwei Punkte verdienen hierbei noch Beachtung. Erstens scheinen die Doppelchromosomen des Monasters die centrale Lage rascher zu erreichen (Textfig. W), was

1) So genau, wie in dem gezeichneten Fall, ist die Uebereinstimmung gewöhnlich nicht; vielmehr ist die Entfernung, welche die verbundenen Sphären schließlich erreichen, in der Regel etwas geringer als der Abstand, den die nicht verbundenen einnehmen.

vielleicht daraus zu erklären ist, daß sie dem Centrum von Anfang an näher liegen. Zweitens sind sie nicht so regelmäßig in der Richtung der Spindelachse gestellt wie in einer normalen Tochterplatte (Textfig. W).

Mit diesem Punkt können wir die Vergleichung abbrechen. Alle folgenden Unterschiede sind nur selbstverständliche Folgen der bisherigen. Im übrigen stimmt der Verlauf bis zur Vorbereitung zur nächsten Zellteilung mit dem normalen überein.

Im Anschluß an das Gesagte sei zum Schluß ein Fall beschrieben, der das abnorme und normale Verhalten zugleich darbietet und damit eine wertvolle Bestätigung der entwickelten Anschauungen liefert. Es ist ein Eifragment, bei welchem nur einige Chromosomen die beschriebene einseitige Bindung zeigen, während die Mehrzahl mit beiden Sphären in Verbindung getreten ist. Ein Schnitt aus diesem Eifragment ist in Fig. 15 (Taf. XXII) wiedergegeben. Man sieht 3 Chromosomenpaare im Zustand der Metakinese, 3 andere, anscheinend noch ungespalten, stehen nur mit der oberen Sphäre in Verbindung. Es liegt hier also eine interessante Kombination des abnormen Verhaltens mit dem normalen vor, die an gewisse von MRAZEK (12) in den Spermatoeyten von *Astacus* gefundene Abnormitäten erinnert. Wie dieselbe in unserem Fall zu stande gekommen ist, dafür dürfte ein Hinweis in der besonderen Kleinheit des Fragments zu finden sein. Je kleiner das Fragment, um so näher liegen nach den Feststellungen des vorigen Abschnittes die Sphären, d. h. um so geringer ist ihr Entfernungsbestreben. Nach den oben gegebenen Darlegungen könnte in diesem Falle die zusammenhaltende Wirkung des Spermakerns genügend gewesen sein, um beide Sphären an sich gebunden zu halten. Außerdem kommt aber noch in Betracht, daß die Sphärengroße nicht direkt proportional der Protoplasmamenge abzunehmen scheint, so daß in kleineren Fragmenten der Zwischenbereich zwischen den Sphären auch relativ viel geringer ist als in größeren. So ist die Möglichkeit gegeben, daß auch die weniger begünstigte Sphäre einzelne Chromosomen in ihren Bereich zieht und aus ihnen im Verein mit der anderen Sphäre eine Aequatorialplatte bildet, während andere Chromosomen nur der letzteren verbunden werden. Als ein Vorstadium zu dem beschriebenen Falle dürfte das in Fig. 14 wiedergegebene zu betrachten sein. Das Fragment der Fig. 15 ist deshalb von besonderem Interesse, weil

es zeigt, daß die Wirkung der Sphäre auf die Chromosomen nur genau so weit reicht, als diese sich erstrecken. Das Chromosoma lenkt nicht in jeder Lage Radial auf sich, sondern nur wenn es in dem bestimmt begrenzten Bereich der Strahlenkugel liegt, wird es in seinen weiteren Bewegungen von hier aus dirigiert.

Des weiteren bestätigt der Fall die oben schon vertretene Anschauung, daß unsere Abnormität kaum auf einer verschiedenen Stärke der Centrosomen oder Sphären beruhen kann. Sobald nur die für gewöhnlich leere Sphäre einem Chromosoma ebenso nahe-rückt wie die andere, zeigt sie sich ihm gegenüber von genau der gleichen Kraft.

Hier sei schließlich noch erwähnt, daß der Verlauf in unserem abnormen Falle gegenüber dem normalen erheblich verlangsamt ist. Zur Zeit, wo die normal befruchteten Eier und kernhaltigen Fragmente schon geteilt sind, zeigen die mit bloßem Spermakern ungefähr das Stadium der Fig. 8. Dies wird jedoch kaum oder nur in geringem Grade mit der einseitigen Bindung in Zusammenhang zu bringen sein. Denn selbständige Spermakerne brauchen auch sonst länger zur Vorbereitung zur Teilung als normale erste Furchungskerne (vergl. O. und R. HERTWIG, Taf. I, Fig. 17 und 18, und TEICHMANN, Fig. 36 und 37).

### c) Schlüsse auf die Kernteilungsmechanik.

Die mitgeteilten Befunde dürften es rechtfertigen, einige Betrachtungen über die Mechanik der Kernteilung hier anzustellen. Der Zweck des mitotischen Prozesses ist die reguläre Verteilung der zwei Spalthälften eines jeden Chromosoma auf die beiden zu bildenden Tochterzellen. Diese Verteilung wird im wesentlichen bewirkt: 1) durch das Bestreben der Sphären, bis auf gewisse Entfernung (ihre Gleichgewichtslage) auseinanderzuweichen, und 2) durch die Herstellung einer bestimmten Bindung zwischen ihnen und den Chromosomen. Damit beide Momente richtig zusammenwirken, ist es notwendig, daß die Sphären ihrem Streben nach der Gleichgewichtslage nicht zu früh folgen können. Das Mittel, das sie zunächst daran hindert, ist der Kern. Das sich teilende Centrosom liegt der Kernmembran an, und die Tochtercentrosomen zeigen zu dieser eine unverkennbare Adhäsion. Solange also das Kernblaschen besteht, ist dieses der Einfluß, welcher die Sphären an der Erreichung ihrer Gleichgewichtslage verhindert. Mit der



Kernauflösung muß dieser Einfluß wegfallen, und es findet hierbei in der That, wie z. B. die Photogramme WILSON's (18) lehren, eine weitere Entfernung der Centren voneinander statt, aber, was von großer Wichtigkeit ist, auch jetzt nicht bis zur Gleichgewichtslage. Es muß also die anfängliche Bindung, die durch den Kern vermittelt war, durch etwas anderes ersetzt worden sein. Dieser neue Einfluß dürfte in der Bildung der „Spindel“ zu erblicken sein. Es scheint vorläufig kaum möglich, die komplizierten Verhältnisse, die hierbei obwalten, einzeln zu analysieren, nur das können wir mit Sicherheit aus der Lage der Centren im Vergleich mit unserer Abnormität ableiten, daß die Spindel eine Koppelung der Sphären bewirkt, welche dieselben am Auseinanderweichen verhindert. Nehmen wir nun an, diese Koppelung sei durch die Chromosomen, die zwischen die beiden Sphären eingeschaltet sind, vermittelt — wohl die einfachste Annahme, die man machen kann — so werden mit einemmal eine Reihe von Erscheinungen erklärt:

1) Die Sphären müssen in ihrem Streben nach der Gleichgewichtslage von beiden Seiten auf die Chromosomen einen Zug ausüben. Da die Chromosomen, von der Gegenseite gleich stark festgehalten, nicht folgen, so muß eine Dehnung des zu den Chromosomen ziehenden Sektors erfolgen, d. h. der Abstand zwischen dem Sphärencentrum und den Chromosomen muß größer sein als ohne den Gegenzug. In der That haben wir dies durch Vergleichung der Fälle doppelter Bindung mit denen bei einfacher Bindung so gefunden (Textfig. U).

2) Da jeder von dem Sphärenmittelpunkt zu einem Chromosoma ziehende Radius<sup>1)</sup> in Spannung ist, so muß eine Tendenz bestehen, die von beiden Seiten angreifenden Radien in eine Gerade zu verlegen, mit anderen Worten: das Chromosoma in die Spindelachse zu führen. In der That haben wir gefunden, daß ein solcher Trieb gegen die Spindelachse besteht, denn Chromosomen, die nur an eine Sphäre gebunden sind, zeigen eine viel weitere Zerstreuung (Textfig. U).

3) Spalten sich die Chromosomen so, daß jedes Schwester-element mit einer anderen Sphäre in Verbindung bleibt, so ist damit die Bindung der Sphären aneinander gelöst, und jede kann ihrer Gleichgewichtslage zustreben. Sie müssen auseinanderweichen und jede die ihr verbundenen Chromosomenhälften mit sich führen, wie wir dies in der That beobachten (Textfig. V).

---

1) Radius hier geometrisch gedacht.

4) Die Spannung, die vorher in jeder Spindelhälfte bestanden haben muß, wird durch die Lösung aufgehoben, und die Chromosomen (Tochterchromosomen) stehen nun unter ähnlichen Bedingungen wie im Monaster<sup>1)</sup>. In der That sehen wir, wie ihr Abstand vom Centrosoma sich zunächst bis auf die Entfernung, die ursprünglich im Monaster bestand, verkürzt (Textfig. V).

Bei den bisherigen Erörterungen wurde von irgend welcher Vorstellung über die Natur der Bindung zwischen Sphären und Chromosomen abgesehen. Es ist bekannt, daß zuerst E. VAN BENEDEN (1) für das *Ascaris*-Ei ein Anheften von Radien an die Chromosomen angenommen und die Entfernung der Tochterplatten aus Radienzug zu erklären versucht hat. TH. BOVERI (3) hat am gleichen Objekt für diese Hypothese eine Anzahl thatsächlicher Belege erbracht. Er vermochte vor allem die Ausbildung der Verbindung zwischen den Radien und Chromosomen zu verfolgen und den Nachweis zu führen, daß das, was man bisher als „Spindelfaser“ bezeichnet hatte, sich aus zwei den beiden Sphären angehörigen Radien zusammensetzt, die nur dadurch, daß der eine an die eine Schmalseite des Chromosoms sich anheftet, der andere an einen entsprechenden Punkt der anderen, in Kontinuität treten. Vor allem aber vermochte er durch genaue Analyse des Vorgangs und speciell eines Falles (p. 123), in welchem die Radien in abnormer Weise mit den Chromosomen verbunden waren, aus der Konfiguration der Chromosomen mit voller Sicherheit darzuthun, daß für die Bewegung der Spaltheilungen in der That die Art ihrer Verbindung mit den Sphärenstrahlen maßgebend ist. Und es wird kaum eine Möglichkeit bestehen, das in seiner Fig. 84a wiedergegebene Bild anders zu erklären als durch einen Zug, der auf die Spaltheilungen vermittelt der angehefteten Fasern ausgeübt ist; freilich in der Hauptsache nicht nach der Vorstellung von VAN BENEDEN, durch Kontraktion dieser Fasern, sondern, wie die Messung ergibt, im wesentlichen durch Auseinanderweichen der ganzen Sphären, welche die ihnen angehefteten Tochterchromosomen nach sich ziehen. Bezüglich des Details seiner ausführlichen Betrachtungen über diesen Gegenstand sei auf die Arbeit (3, p. 77) selbst verwiesen; es schien am Platz, die Thatsachen kurz auszuführen, einmal weil die Verhältnisse bei *Ascaris* in vieler Beziehung so

1) Vergl. TH. BOVERI (3, p. 111): „Der ganze Vorgang . . . ist ja im Grunde nichts anderes als eine Spaltung des Amphiesters in zwei Monasteren.“

viel klarer liegen als an meinem Objekt, dann aber auch aus dem allgemeinen Grund, weil die gegebene Auffassung des karyokinetischen Prozesses von manchen Seiten als ein ganz willkürlicher Erklärungsversuch hingestellt wird, dem gegenüber jede andere Vermutung ebenso berechtigt ist.

Wir haben oben sowohl für die einseitige, wie für die doppel-seitige Bindung konstatiert, daß in dem dichten Faserkomplex einzelne Fasern dadurch ausgezeichnet sind, daß sich je ein Chromosoma mit seinem einen Ende einer solchen Faser angelagert findet. Häufig zeigen sich diese Fasern stärker als die anderen. Wie die Verbindung zu stande kommt und ob die Faser, wie bei *Ascaris*, aus zwei nur durch das eingeschaltete Chromosoma verbundenen Hälften besteht, ist bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht zu ermitteln. Als sicher dagegen läßt sich betrachten, daß diese Bindung bei der Bestimmung der Stellung, welche das Chromosoma in dem Sphärenkomplex einnimmt, von ausschlaggebender Bedeutung ist. Hier sind besonders die normalen Äquatorialplatten von Bedeutung, welche zeigen (Fig. 16 *a*), daß nur die Anheftungsstellen annähernd in der äquatorialen Ebene liegen, während die übrigen Teile nach der einen oder anderen Seite mehr oder weniger stark abgelenkt sein können.

Es ist gewiß die nächstliegende Annahme, daß der Zug, den die auseinanderweichenden Sphären auf die Schwesterchromosomen nachgewiesenerweise ausüben, durch die beschriebenen Fasern vermittelt wird. In der That entspricht ja auch die Stellung der Schwesterfäden auf jedem Stadium genau dieser Voraussetzung. Sie weichen zuerst an demjenigen Ende auseinander, an dem die Faser angreift und jetzt läßt sich auch in vielen Fällen ganz klar erkennen, daß die Enden nicht an einer kontinuierlichen Faser entlanggleiten, sondern daß von dem vorausgehenden und etwas angeschwollenen Ende jeder Spalthälfte eine Faser ausgeht (Fig. 16 *b*), wie es unter unserer Voraussetzung der Fall sein muß. Die der Anheftungsstelle entgegengesetzten Enden geben ihren Zusammenhang erst zuletzt auf, und indem sie lediglich durch ihre Kontinuität mit den anderen bewegt werden, muß mit Notwendigkeit eine völlige Streckung eintreten; die Schwesterchromosomen müssen sich mit ihrer Längsrichtung in die Richtung der Bewegung einstellen, ja unter Umständen dehnen, wie dies alles in der That zu beobachten ist.

Daß die Verhältnisse bei einfacher Bindung sich mit dieser Anschauung aufs beste vertragen, geht schon aus den oben ange-



stellten Betrachtungen hervor. Die Vergleichung der in Textfig. U zusammengestellten Zustände läßt aber vielleicht noch etwas mehr erkennen. Wir wissen, daß bei einseitiger Bindung alle Chromosomen in ungefähr gleichem Abstand vom Centrum zur Ruhe kommen. Dieser Abstand ist stets kleiner als bei doppelter Bindung. Da nun im letzteren Falle, wie oben dargelegt, eine Spannung des Systems angenommen werden muß, so führt der besprochene Unterschied zu der Vorstellung, daß der Abstand vom Centrum, in dem ein Chromosoma schließlich seinem Radius angefügt ist, bei einfacher und doppelter Bindung gleich groß wäre, wenn er nicht im letzteren Fall durch den Zug von der anderen Seite vergrößert würde, d. h. die Spindelfasern der normalen Figur befinden sich höchst wahrscheinlich in einem Zustand von Dehnung.

Noch eine Erscheinung verdient hier Erwähnung. Nach den oben besprochenen Figg. 4, 5, 6 und 7 ist anzunehmen, daß die Chromosomen des Monasters, nachdem sie die Ruhelage in der Kugelfläche erreicht haben, dem Centrum etwas näher liegen als vorher. Es ist also die Anheftungsstelle des Chromosoma centripetal verschoben worden. Daraus leitet sich einfach die Thatsache ab, daß die freien Chromosomenenden im Monaster in der Regel weiter vom Centrum abstehen als die angehefteten. In der normalen Aequatorialplatte dagegen stehen sie ganz regellos bald nach der einen, bald nach der anderen Seite.

Wenn die Chromosomen auf diese Weise bei einseitiger Bindung ihre Anordnung zur Kugelfläche gewonnen haben, so ist ihre Bewegung im wesentlichen zu Ende. Weder hat die Sphäre selbst ein Bestreben, ihre Stellung zu verändern, noch besteht ein Zug von der Gegenseite. Wenn also auch die Chromosomen sich spalten, so ist, beim Fehlen jeder Spannung in den Radien, kein Moment vorhanden, die Spalthälften auseinanderzuziehen. Sie bleiben nebeneinander liegen und werden alle in einem Kern vereinigt.

Kurz ehe dies eintritt, erleiden sie noch gewisse Verlagerungen in Anlehnung an die Veränderungen der Sphäre; sie werden, wie die Tochterchromosomen im normalen Fall, dem Centrum genähert. Auch hier zeigt sich noch in ihrer Richtung der Unterschied gegenüber den Bewegungsverhältnissen des normalen Verlaufs. Sie liegen sehr verschieden (Fig. 9 und 20), während die Chromosomen der normalen Tochterplatten bis zuletzt in der Richtung der Spindelachse stehen. Diese reguläre Anordnung kann, wie hieraus



folgt, nicht auf einer besonderen richtenden Wirkung in den Endstadien beruhen, sondern sie ist, was zu ihrer Erklärung auch vollkommen genügt, lediglich eine Folge der Art, wie die Tochterchromosomen im normalen Fall von ihrer Sphäre gefaßt und mitgezogen worden sind.

Wir werden, dem Gesagten zufolge, für das Seeigel-Ei zu einer Auffassung des Teilungsmechanismus geführt, welche vollkommen derjenigen entspricht, die TH. BOVERI (3) für das Ascaris-Ei entwickelt hat. Nur in einem Punkt besteht ein Unterschied. Die Spannung der Teilungsfigur, die nach der Chromosomenspaltung zum Auseinanderweichen der Sphären führt, suchte TH. BOVERI bei Ascaris durch die von VAN BENEDEN (2) beschriebenen *cônes antipodes* zu erklären, die sich in der Verlängerung der Spindelfigur an die Zellmembran ansetzen sollten. Weder TH. BOVERI selbst, noch, wie es scheint, einer der späteren Autoren hat diese Polkegel nachweisen können. Auch bei Seeigeln ist davon nichts zu sehen, und es scheint, daß auf dieses Moment zur Erklärung der Spannung in der karyokinetischen Figur verzichtet werden muß. Dafür dürfte nun durch meine Befunde der exakte Nachweis erbracht sein, das diese Spannung infolge des Strebens der Sphären nach ihrer Gleichgewichtslage bestehen muß, wenn ich auch nicht sagen kann, warum gerade diese bestimmte Entfernung die Gleichgewichtslage darstellt.

In den bisherigen Betrachtungen ist angenommen worden, daß die Spaltung der Chromosomen genüge, um die Koppelung der Sphären so zu schwächen, daß das Streben nach der Gleichgewichtslage die noch bestehenden Widerstände zu überwinden vermöge. Ob dies genügt, muß zweifelhaft bleiben. Es wäre möglich, daß ein zweites Moment hinzukommt, darin bestehend, daß zur fraglichen Zeit die Kraft, mit der die Sphären nach einer mehr peripheren Lage streben, wächst. Da die Beschaffenheit der Sphären sich gerade zu dieser Zeit ändert, so könnte hierin ein Anhaltspunkt für eine solche Annahme gesehen werden.

#### d) Teilungsunfähigkeit der kernlosen Blastomere.

Die Unfähigkeit der kernlosen Blastomere, sich ihrer Sphärenvermehrung entsprechend zu furchen, ist von TH. BOVERI (5) mit seinen gleichzeitig veröffentlichten Erfahrungen in Zusammenhang gebracht worden, daß in Seeigeleiern oder Blastomeren, die mehrere Centren enthalten, nur zwischen solchen eine wirkliche, dauernde

Protoplasmadurchtrennung zu stande kommt, welche Chromatin zwischen haben. Er schloß aus seinen Feststellungen, daß, um die zur Protoplasteileitung nötige Verfassung herzustellen, Kernsubstanz vorhanden sein und bestimmte Beziehungen der Kernsubstanz zu den Centren bestehen müßten.

Wie oben schon berichtet, vermochten ZIEGLER (21) und E. B. WILSON (20), der erstere für eine kernlose Blastomere, der letztere für Eier mit mehreren Polen, zu zeigen, daß jene Erfahrungen von TH. BOVERI nicht allgemein gültig sind. Es kann bei Echiniden auch zwischen Polen, die keine Kernsubstanz zwischen sich haben, eine dauernde Zelldurchschnürung stattfinden, so wie es schon früher für *Ascaris* konstatiert war<sup>1)</sup>.

Es erhebt sich die Frage, warum diese Fähigkeit im einen Fall vorhanden ist, im anderen nicht. E. B. WILSON (20) hat hierüber eine Hypothese aufgestellt, die jene Unterschiede vom Fehlen oder der Anwesenheit des Kernes unabhängig zu machen sucht. Er kam nämlich durch eine Vergleichung verschiedener Fälle zu dem Resultat, daß die Furche dann unterbleibt, wenn die Sphären sehr weit voneinander entfernt sind, daß sie eintritt, wenn die Sphären nahe benachbart liegen. Diese Erklärung erscheint nach seinen Ermittlungen sehr einleuchtend und würde sich nach dem oben Mitgeteilten mit dem Schluß TH. BOVERI's, daß der Kern eine Rolle spielt, sehr wohl vereinigen lassen. Denn wenn einerseits eine bestimmte Nähe der Sphären die Teilung begünstigt und wenn wir andererseits festgestellt haben, daß die Kernsubstanz die Sphären nahe zusammenhält, so fügen sich beide Erscheinungen in die gleiche Kausalkette ein.

Allein es scheint, daß hier doch noch kompliziertere Verhältnisse obwalten, als man nach den Ergebnissen WILSON's annehmen möchte. Daß sich in meinen Fällen die kernlose Blastomere nicht teilt, dies würde nach WILSON auf zu großer Entfernung der Sphären beruhen. Nun sind aber bei unserer Abnormität schon im Eifragment die Sphären abnorm weit entfernt, und wenn man z. B. Figur 4 betrachtet und mit den Verhältnissen in der kernlosen Blastomere (Textfig. B—D) vergleicht, wird man die Entfernung im Ei nicht geringer finden als in der kernlosen Blastomere. Da nun die erste Furche in allen lebend und konserviert beobachteten Fällen der Abnormität ganz regulär aufgetreten war, während die folgenden Teilungen in der kernlosen

1) TH. BOVERI (3, Fig. 85 und 86).

Blastomere unterblieben sind, kann nicht die Entfernung der Sphären allein maßgebend sein, sondern der Kern muß hier noch in anderer Weise, als von WILSON vermutet, ein die Teilung begünstigendes Moment darstellen.

Welcher Art diese Wirkung des Kernes sei, darüber hat L. RHUMBLER (14) interessante Erörterungen angestellt. Er kommt zu dem überzeugend begründeten Resultat, daß an dem Vorgang der Protoplasmateilung zwei Faktoren beteiligt sind: 1) der von den Centren vermittelt der Sphären ausgeübte Zug, 2) ein starkes Wachstum der Zellmembran gerade im Aequator. Dieses letztere Moment sieht RHUMBLER als durch den Kern bedingt an. Wenn dies richtig ist, so wäre der Unterschied, den wir soeben zwischen dem Ei mit einseitiger Chromatinbindung und der kernlosen Blastomere in der Teilungsfähigkeit konstatiert haben, leicht erklärlich. Der Kern wird eben bei einseitiger Bindung das Membranwachstum in gleicher Weise begünstigen wie bei doppelter Bindung.

Nach dem Gesagten würden sich die einzelnen Fälle folgendermaßen darstellen. Unter gewissen Umständen, die wir nicht weiter analysieren können, haben die Sphären die Fähigkeit, auch im kernlosen Protoplasma eine vollkommene Teilung zwischen sich zu bewirken, während sie dies in anderen, und zwar sehr vielen Fällen nicht vermögen. Daß also im normalen Verlauf immer mit gleicher Sicherheit eine reguläre Zellteilung eintritt, darauf ist offenbar der Kern von Einfluß. Trifft die Annahme von WILSON zu, daß die Sphären das Protoplasma um so leichter teilen, je näher sie einander liegen, so beruht dieser Einfluß des Kernes zum Teil in seiner von uns konstatierten Wirkung, die Sphären nahe zusammenzuhalten. Außerdem aber muß der Kern, wie unsere letzten Betrachtungen lehren, sicher noch eine direktere Wirkung haben und diese dürfte wohl mit RHUMBLER in seinem Einfluß auf das Membranwachstum gefunden werden.

#### e) Chromosomenzahl.

Es wurde oben mitgeteilt, daß der Kern, der aus der Chromosomengruppe bei einseitiger Bindung entsteht, bei der nächsten Teilung so viele Chromosomen aus sich hervorgehen läßt, als vorher Spalthälften vorhanden waren. Die Chromosomenzahl bei unserer Abnormität — nur die Chromosomen des Spermakerns umfassend — konnte in verschiedenen Fällen durchschnittlich auf 18 bestimmt werden; in der nächsten Teilung wurde ungefähr

die doppelte Zahl konstatiert. Da dies die durch Befruchtung hergestellte Normalzahl ist, könnte der Fall vielleicht im Sinne der Annahme von DELAGE (9) Verwertung finden, wonach jede Zelle die Fähigkeit haben soll, ihr chromatisches Material in eine für die Species konstante Zahl von Chromosomen zu zerlegen. Allein diese — bisher noch nirgends begründete — Anschauung wird für unsere Objekte sofort durch die Thatsache, die im IV. Abschnitt mitgeteilt wurde, widerlegt, daß auf jene Monasteren, welche die Normalzahl von Chromosomen enthalten, also 36 und schließlich 36 Paare, eine Teilungsfigur folgt, die die doppelte Normalzahl (72) aufweist. Die Verhältnisse zeigen sonach das Gleiche, was TH. BOVERI für *Ascaris* nachgewiesen hat, daß jeder Kern so viele Chromosomen aus sich hervorgehen läßt, als bei seiner Bildung Tochterchromosomen in ihn eingegangen waren.



### Litteratur-Verzeichnis.

---

- 1) BENEDEN, E. VAN, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire, Gand et Leipzig 1883.
  - 2) — et NEYT, A., Nouvelles recherches sur la fécondation etc. Bull. Acad. Roy. Belg., Sér. 4, T. XIV, 1887.
  - 3) BOVERI, TH., Zellen-Studien, II, Jena 1888.
  - 4) — Zellen-Studien, III, Jena 1890.
  - 5) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, 1897.
  - 6) — Zellen-Studien, IV, Jena 1900.
  - 7) — Ueber die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXIV, 1901.
  - 8) — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXV, 1902.
  - 9) DELAGE, Y., Études sur la mérogonie. Arch. de Zool. exp. et gén., Sér. 3, T. VII, 1899.
  - 10) DOFLEIN, F., Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.
  - 11) HERTWIG, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, Jena 1887.
  - 12) MRÁZEK, A., Ueber abnorme Mitosen im Hoden von Astacus. Sitz.-Ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1901.
  - 13) RHUMBLER, L., Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
  - 14) — Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IV, 1897.
  - 15) STRASSEN, O. ZUR, Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
  - 16) TEICHMANN, E., Ueber Furchung befruchteter Seeigel-Eier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII, 1902.
  - 17) WATASÉ, S., On the Nature of Cell-organisation. Wood's Holl Biol. Lect., 1893.
  - 18) WILSON, E. B., An Atlas of the Fertilization etc., New York 1895.
  - 19) — Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. of Morph., Vol. XI, 1895.
  - 20) — Experimental Studies in Cytology, II and III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1901.
  - 21) ZIEGLER, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. II. Furchung ohne Chromosomen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
-

## Tafel-Erklärung.

### Tafel XXI.

Schnitte durch kernlose Eifragmente von *Echinus microtuberculatus*, befruchtet mit Samen von *Strongylocentrotus lividus*. Alle Figuren zeigen den Spermakern oder seine Chromosomen ausschließlich an die eine Sphäre gebunden (Zeiß, Apochr. 1,5, 1,30, Ok. 6).

Fig. 1. Bläschenförmiger Spermakern.

Fig. 2 und 3. Spermakern in Auflösung.

Fig. 4, 5 und 6. Differenzierung stärkerer Fasern in dem zu den Chromosomen ziehenden Sphärensektor.

Fig. 7 und 8. Die Chromosomen annähernd in einer Kugel-  
fläche um das Centrosoma angeordnet, in Fig. 8 mit deutlicher  
Längsspaltung.

### Tafel XXII.

Fig. 9—12, 14 und 15 wie Taf. XXI.

Fig. 9a und b. Zwei benachbarte Schnitte. Die Chromosomen,  
deutlich gespalten, nähern sich dem Sphärenzentrum.

Fig. 10. Etwas späteres Stadium, kurz vor der Kernbläschen-  
bildung. Die Schwesterchromosomen weiter auseinandergerückt.

Fig. 11. Kernbläschen gebildet.

Fig. 12. Zweizelliges Stadium; die untere Zelle kernlos, in  
der oberen ruhender Kern.

Fig. 13. Optischer Durchschnitt durch ein späteres Furchungs-  
stadium. Aus der kernhaltigen Blastomere ist eine Halblastula  
entstanden; die kernlose befindet sich in unregelmäßiger Zer-  
schnürung, ihr Protoplasma ist dicht mit Sphären durchsetzt  
(Zeiß, Apochr. 2,0, 1,30, Ok. 4).

Fig. 14. Sehr kleines Fragment, in welchem die Chromosomen  
des vor kurzem aufgelösten Spermakerns zum Teil die Mitte zwischen  
den beiden Sphären überschreiten.

Fig. 15. Mutmaßliches Folgestadium zu dem der Fig. 14. Die  
3 linken Chromosomen stehen nur mit der oberen Sphäre in Ver-  
bindung und sind nicht geteilt, die 3 rechten, mit beiden Sphären  
in Verbindung, befinden sich im Stadium der Metakinese.

Fig. 16. Chromosomen mit den zugehörigen Fasern aus nor-  
malen *Echinus*-Eiern; *a* Äquatorialplatte, *b* Metakinese.

Tafel XXIII.

Fig. 17—21. Schnitte durch Eier von *Strongylocentrotus lividus*, in denen abnormerweise anstatt zweier Sphären ein Monaster aufgetreten ist (Zeiß, Apochr. 1,5, 1,30, Ok. 4).

Fig. 17. Chromosomen zur Kugelschale angeordnet; der Schnitt hat die randständigen Chromosomen getroffen.

Fig. 18. Desgleichen, in anderer Ansicht, die Chromosomen in Spaltung begriffen.

Fig. 19. Umbildung der Sphäre entsprechend dem Stadium der Metakinese. Die Chromosomengruppe in entsprechender Abflachung.

Fig. 20. Späteres Stadium, die Spalthälften lösen sich voneinander.

Fig. 21. Beginn der Kernbläschenbildung; einzelne Bläschen deutlich zu Paaren gruppiert.

Fig. 22—24. Keime aus kernlosen Eifragmenten von *Echinus microtuberculatus*, befruchtet mit *Strongylocentrotus*-Samen. (Fig. 23 giebt die Oberflächenansicht zu dem in Fig. 13 [Taf. XXII] abgebildeten Durchschnitt.) Die kernhaltige Blastomere hat sich in normaler Weise vermehrt, die kernlose befindet sich in unregelmäßiger Zerklüftung (Zeiß, Apochr. 2,0, 1,30, Ok. 4).

## Inhalts-Uebersicht.

	Seite
I. Material. Untersuchungsverfahren. Kurze Uebersicht über den abnormen Vorgang .	401
II. Der Verlauf bis zur Erreichung des Zweizellen-Stadiums . . . . .	403
III. Uebereinstimmung mit Fällen, wo nur eine Sphäre im Ei vorhanden ist . . . . .	409
IV. Das weitere Schicksal der kernhaltigen und kernlosen Blastomere . . . . .	410
a) Die kernhaltige Blastomere . . . . .	410
b) Die kernlose Blastomere . . . . .	411
V. Vergleichung der beschriebenen abnormen Vorgänge mit normalen . . . . .	415
a) Bis zur Auflösung des Kernes (Entstehung der Abnormität) . . . . .	416
b) Von der Kernauflösung bis zur Teilung . . .	425
c) Schlüsse auf die Kernteilungsmechanik . . .	434
d) Teilungsunfähigkeit der kernlosen Blastomere .	439
e) Chromosomenzahl . . . . .	441



# Studien an einer Daphnide, *Simocephalus sima*.

Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems und der  
feineren Anatomie der Daphniden.

Von

**William A. Cunningham**

aus London.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

Hierzu Tafel XXIV—XXVI und 6 Figuren im Text.

## Uebersicht des Inhalts.

Einleitung.	Sinnesorgane.
Historische Uebersicht.	Das zusammengesetzte Auge.
Technisches.	Das Medianauge.
Biologische Bemerkungen.	Das Riechorgan.
Die Schale.	Das Nackenorgan.
Ecdysis.	Darmkanal.
Centralnervensystem.	Oesophagus.
Allgemeine Verhältnisse.	Mitteldarm.
Ganglion opticum.	Enddarm.
Gehirn.	Muskulatur.
Circum-ösophagealer Ring.	Drüsenzellen etc.
Bauchmark.	Drüsenzellen und Bindegewebs-
Vergleichender Teil.	zellen.
	Das Haftorgan.
	Die Schalendrüse.

Die Daphniden gehören seit den Arbeiten von LEYDIG, CLAUS und WEISMANN zu den anatomisch am besten bekannten Abteilungen des Tierreichs. Trotzdem erwies es sich als lohnend, eine neue Untersuchung einer einzelnen Daphniden-Art vorzunehmen. Denn die genannten Autoren machten ihre Beobachtungen hauptsächlich an den lebenden Tieren oder haben die Teile an konservierten Tieren durch Zerzupfen zu präparieren versucht. Aber trotz der großen Durchsichtigkeit des Körpers blieben doch einzelne Teile der Organisation schwer oder gar nicht erkennbar. Dies gilt besonders von der Bauchganglienkette, welche bei ihrer

versteckten Lage am lebenden Tier nicht bemerkt wird und welche so wenig bekannt ist, daß sie in den Lehrbüchern gar nicht abgebildet wird. Ich ging von der Absicht aus, auf Grund von Schnittserien eine genauere Darstellung des gesamten Centralnervensystems zu geben. Es ließ sich aber dann auf den Schnitten auch hinsichtlich der übrigen Organisation manches Neue erkennen, so daß ich nahezu alle Organsysteme mit Ausnahme des Genitalapparates in den Kreis der Betrachtung gezogen habe.

Vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER spreche ich für seine freundliche Unterstützung und das Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, meinen wärmsten Dank aus.

Für die freundliche Ueberlassung seines Schaukelmikrotoms, welches für die vorliegende Untersuchung besser als andere Mikrotome sich bewährte, sowie für gelegentliche wertvolle Ratschläge bin ich Herrn Privatdocent Dr. L. SCHULTZE zu Dank verpflichtet.

### Historische Uebersicht.

Bekanntlich hat SCHÄFFER (48), der geistreiche Prediger und Naturforscher in Regensburg, im Jahre 1755 zuerst eine genaue Untersuchung der Daphniden angestellt und mehrere Arten unterschieden. Die Art, mit welcher wir uns zu beschäftigen haben, wurde schon von diesem Autor erkannt und als der „ungeschwänzte zackige Wasserfloh“ — *Pulex non caudatus* — bezeichnet. Weil nun diese Form sehr häufig auftritt und durch die hinten abgerundete Schale von den anderen „geschwänzten“ Formen leicht zu unterscheiden ist, so finden wir sie fast immer, selbst von diesen frühen Zeiten an, unter verschiedenen Namen in den systematischen Werken genannt. — Ein großer Fortschritt auf diesem Gebiete war aber das bekannte Werk „Entomostraca seu insecta testacea“ von O. F. MÜLLER (40), das, 1785 erschienen, bis zum heutigen Tage noch von Bedeutung ist. Neun Jahre früher (1776) hat derselbe Autor in seinem „Zoologiae danicae Prodomus“ (39) unsere Form als *Daphne vetula* erwähnt<sup>1)</sup>; in seinem Hauptwerk aber hat er, um Verwechslungen mit dem Pflanzen-genus *Daphne* zu vermeiden, den Gattungsnamen *Daphnia* auf-

1) *Daphne*, Name der in einen Lorbeerbaum verwandelten Tochter des Flußgottes Peneus, dem Tiere wegen seiner ästigen Ruderantennen beigelegt.

gestellt. Zur selben Zeit hat er, ohne irgend einen Grund dafür anzugeben, für unsere Form den Speciesnamen geändert, indem er jetzt von *Daphnia sima* spricht<sup>1)</sup>. Als Synonymen sind die beiden MÜLLER'schen Namen zu merken, da sie immer noch bei verschiedenen Autoren Verwendung finden (vergl. BAIRD, 1; SAMASSA, 46). — Dann haben wir im Jahre 1805 eine brauchbare Beschreibung unseres Tieres von RAMDOHR (43), der in der That die verschiedenen Lebensprozesse sehr genau beobachtet hat, obgleich er über die Anatomie nicht ganz ins klare gekommen ist.

Zwei andere wichtige Schriften, von HERCULE STRAUS (53) und von LOUIS JURINE (25), welche unsere Kenntnis dieser kleinen Crustaceen sehr gefördert haben, erschienen fast gleichzeitig (1819 — 20). STRAUS ist überhaupt der erste gewesen, der die Anatomie dieser Tierformen gut verstanden und beschrieben hat. In einem zweiten Teil der Arbeit (Ueber die Systematik) bespricht er unsere Art unter dem Namen *Daphnia vetula*. — Ein sorgfältiger und exakter Beobachter ist auch JURINE gewesen. Er bezeichnete alle diese Formen wegen ihres großen und auffallenden zusammengesetzten Auges als *Monoculus*. — Ein kurz danach erschienenes Werk von GRUITHUISEN (24) ist hauptsächlich deshalb zu erwähnen, weil es eine specielle Beschreibung von *Daphnia sima* enthält, hauptsächlich hinsichtlich des Blutkreislaufes. Die Angaben über die Cirkulation der Blutkörperchen sind zum Teil richtig, aber er glaubte zwei Herzen zu sehen — ein Arterienherz und ein Venenherz — und ist in anderen Beziehungen noch weiter zurück als seine Vorgänger. Von den Beinen hat er so wenig erkennen können, daß er sich verwundert, wie MÜLLER nach deren Anzahl die Tiere klassifizieren konnte. — In seiner Synopsis der preussischen Crustaceen hat ZADDACH (59) 1844 unsere Art erwähnt, aber die Kenntnis ihrer Struktur nur wenig gefördert. — Ein wenig später erschien eine Schrift von LIEVIN (34), die ebenfalls systematischer Art ist und die Branchiopoden aus der Gegend von Danzig behandelt.

In England und in Rußland wurden fast zu gleicher Zeit von BAIRD (1) und von FISCHER (21) ähnliche systematische Untersuchungen veröffentlicht, welche die betreffenden Länder speziell berücksichtigten. Die Schrift von BAIRD ist eine ziemlich umfassende Behandlung der ganzen Gruppe der Entomostraca und enthält viele teilweise kolorierte Abbildungen. Hier sei auch darauf hinge-

---

1) Vermutlich hat MÜLLER seine frühere Bezeichnung *vetula* (ein Alter, ein Greis, für zu wenig bezeichnend gehalten und deshalb *sima* (stumpfnasig, stülpnasig) vorgezogen. In der That ist der letztere Name charakteristischer und allgemeiner in Gebrauch gekommen. Deshalb behalte ich den Namen *sima* bei, obgleich vielleicht bei strikter Anwendung des Prioritätsprinzips *vetula* gültig wäre.

wiesen, daß bei BAIRD ein gutes Litteraturverzeichnis zu finden ist. — Die Schrift von FISCHER, welche die in der Umgebung von St. Petersburg vorkommenden Arten behandelt, enthält neben einer guten Schilderung der schon bekannten auch eine Beschreibung verschiedener neuer Formen. — In einer kleineren Arbeit spricht ZENKER (60) von der Bedeutung und Funktion des Medianauges — des „schwarzen Fleckes“ — bei den Daphnoiden, und außerdem giebt er mancherlei über die Geschlechtsverhältnisse an und behandelt insbesondere die männlichen Geschlechtsorgane. — LILJEBORG (35) hat in einem Werke, das 1853 zu Lund herausgegeben wurde, für Skandinavien eine systematische Beschreibung der dortigen Arten gegeben. — Die geschlechtlichen und parthenogenetischen Reproduktionsweisen bei *Daphnia* wurden von LUBBOCK (36) erforscht, der auch die Struktur des Ehippium und seiner Entstehungsweise klarlegte.

Im Jahre 1858 haben wir die Arbeit von SCHÖDLER (50) besonders zu bemerken, da er darin den neuen Genusnamen *Simoccephalus* aufstellte, hauptsächlich in Hinsicht auf die vorliegende Species (*S. vetulus*), welche in großer Verbreitung und am häufigsten vorkommt. Den Unterschied zwischen dieser und den anderen *Daphnia*-Arten hielt er für genügend, um ein neues Genus zu begründen. Diese Schrift ist vorwiegend systematisch; SCHÖDLER ist aber ein sorgfältiger und genauer Beobachter gewesen, und in dieser Schrift, wie auch in seinen weiteren Beiträgen über Cladoceren (die für uns weniger in Betracht kommen), sind mancherlei anatomische und histologische Angaben zu finden.

Ein Werk, dessen große Bedeutung für unsere Kenntnis der Daphniden man kaum zu hoch anschlagen kann, ist die bekannte „Naturgeschichte der Daphniden“ von FRANZ LEYDIG (33), Tübingen 1860. In diesem großen Buch, das mehr als 250 Seiten und 10 Tafeln umfaßt, hat LEYDIG für die damalige Zeit die Verhältnisse aufs genaueste angegeben, so daß bis zum heutigen Tage das Werk als die wertvollste Zusammenstellung auf diesem Gebiete gilt. Daß LEYDIG immer wieder zu erwähnen ist, kann als Beweis dafür gelten, daß seine Kenntnisse sehr weitreichend waren, und daß seine Schlüsse sich in vieler Hinsicht als richtig erwiesen haben. Selbstverständlich hat er die hauptsächlichste Litteratur in Betracht gezogen, aber leider sind seine Citate durch das Werk zerstreut und nicht in leicht übersichtlicher Weise zusammengestellt. Am Anfang der Beschreibung jeder Art jedoch giebt er eine ausführliche und wertvolle Liste der Synonymen der betreffenden Species. Obgleich sein Werk im Jahre 1860 erschienen ist, scheint er die kurz vorher herausgegebene Arbeit von SCHÖDLER nicht gesehen zu haben, da er immer noch die MÜLLER'sche Bezeichnung *Daphnia sima* gebraucht. — Die kleine Abhandlung von KLUNZINGER (27), nur einige Jahre später, ist deshalb von Interesse, weil KLUNZINGER das schwer zugängliche Bauchmark einer Daphniden-Art zum erstenmal gesehen und abgebildet hat.

Wenn man auf die Arbeiten von CLAUS zu sprechen kommt,



so ist fast schwer zu sagen, welche von ihnen für uns die größte Bedeutung besitzt. Denn CLAUS hat fast die ganze Gruppe der Crustaceen in hervorragender Weise bearbeitet und beschrieben, und da er immer seine Aufgabe von einem vergleichenden Standpunkte aus behandelt, berührt er oft bei Besprechung anderer Tiere Punkte, die zu unserem Gebiet gehören. Verschiedene von den Schriften, welche die Cladoceren betreffen, werden später an den betreffenden Stellen anzuführen oder bei der vergleichenden Uebersicht des Nervensystems zu erwähnen sein. Hier sei nur auf die 1876 erschienene Arbeit über die Daphniden (13) aufmerksam gemacht, die, obwohl hauptsächlich von *Daphnia similis* handelnd, doch auch Beobachtungen über unsere Form und andere enthält. 10 Jahre später hat CLAUS in einem Werke über *Branchipus* und *Artemia* (17) zu seinen früheren Angaben über die Daphniden manches nebenbei hinzugefügt, was aus dem Titel nicht zu ersehen ist und worauf besonders verwiesen werden soll.

WEISMANN, der dritte Autor, dem wir so viele unserer jetzigen Kenntnisse über die Gruppe zu verdanken haben, schrieb schon 1874 seine wohlbekannte Schrift über *Leptodora* (54). Was für uns aber mehr in Betracht kommt, ist die Serie von Beiträgen zur Naturgeschichte der Daphniden (55), die 1876—79 herauskamen und die außer einer Anzahl vortrefflicher Beobachtungen über Eibildung und andere Geschlechtsverhältnisse auch verschiedenes Bionomische enthalten. — Zwei kleinere Arbeiten von SPANGENBERG (51, 52) [leider ohne Abbildungen und deshalb weniger wertvoll] müssen ebenfalls Erwähnung finden. Die erste stellt eine Beschreibung des Centralnervensystems von *Daphnia magna* und *Moina rectirostris* dar; die andere behandelt die Anatomie von *Limnadia Hermannii*. — Die Arbeit von GROBBEN (22) behandelt hauptsächlich die Entwicklungsgeschichte von *Moina rectirostris*, aber enthält auch mancherlei anatomische Angaben. So viel ich weiß, ist er der erste Beobachter, der die Methode des Schneidens bei den Cladoceren angewandt hat, und obgleich die Schneidetechnik noch in den ersten Anfängen war, hat er doch höchst beachtungswerte Resultate erzielt. Außer GROBBEN scheinen nur 4 Autoren mit Schnittserien über Cladoceren gearbeitet zu haben und sie haben sich alle auf ein specielles Gebiet beschränkt. — CARRIERE (8) untersuchte das zusammengesetzte Auge bei *Simocephalus* auf diese Weise, und CLAUS erwähnt in seiner wichtigen Arbeit über das Medianauge der Crustaceen (18), er habe den Bau desselben bei *Daphnia pulex* mittelst sagittaler und transversaler Schnitte festgestellt.

In demselben Jahre (1891) erschien eine wichtige Schrift von SAMASSA (46), der zum ersten Mal das Nervensystem der Cladoceren auf Schnitten untersucht hat. Er betont auch die Thatsache, daß es erst durch Anwendung der Schnittserienmethode oder einer anderen modernen Untersuchungsart möglich werden könnte, die Verhältnisse des Nervensystems aufzuklären. Seine Untersuchung, die sich auf das Nervensystem von unserer Species (hier *Daphnia*

sima genannt), sowie auf *Sida*, *Leptodora* und *Bythotrephes* bezieht, ist mir natürlich bei meiner Arbeit zum Vergleich besonders wichtig gewesen. Inwieweit meine Resultate mit denjenigen von SAMASSA übereinstimmen, ist aus der speciellen Beschreibung des Nervensystems zu ersehen. — CARLTON (7) hat neuerdings das Gehirn bei *Leptodora hyalina* geschnitten und die Lagebeziehungen zwischen Ganglienzellen und „Punktsubstanz“ festzustellen versucht. Er hat außerdem das Gehirn und das Ganglion opticum mit den davon heraustretenden Nerven modelliert.

Ich bin von dem Plane ausgegangen, mittels der jetzt bedeutend verbesserten Technik und unter Anwendung stärkerer Vergrößerungen zu einer genaueren Kenntnis des Nervensystems zu kommen. Denn trotz aller der Forschungen der genannten Autoren war doch die Anordnung des Nervensystems, speciell die Form des Bauchmarks bei den Daphniden, nur unvollständig bekannt und in keinem Lehrbuch genügend beschrieben. Vermittelt der bekannten Plattenmodelliermethode gedachte ich ein brauchbares Gesamtbild des Nervensystems herstellen zu können, was, wie ich glaube, mir auch gelungen ist. Abgesehen vom Nervensystem habe ich dann noch fast alle übrigen Organsysteme in den Kreis der Untersuchung gezogen, insbesondere den Darmkanal und die Drüsenzellen.

### Technisches.

Zur Konservierung wurden schnell eindringende Flüssigkeiten für absolut nötig gefunden, und zwar haben die verschiedenen Pikrinsäure-Mischungen besonders gute Dienste geleistet. Die bekannte starke Pikrinschwefelsäure, mit der gleich anfangs konserviert wurde, blieb immer eins der allerbesten Mittel. Ein Gemisch von 5 Teilen Aether und 1 Teil Alkohol absolutus, wie von G. W. MÜLLER (38) benutzt für die schwer durchlässigen Ostracoden, hat sich auch als brauchbar bewiesen, leidet aber an dem Nachteil, daß das Färben nachher nicht sehr leicht ist. Daher schien eine Vereinigung der beiden Methoden ein noch besseres Resultat zu versprechen, indem die Anwesenheit von Pikrinsäure eine gute Nachfärbung veranlaßt und zur selben Zeit der Vorteil einer schnell eindringenden Flüssigkeit beibehalten wird. Zu dem Zwecke habe ich die MÜLLER'sche Mischung auf krystallisierte Pikrinsäure wirken lassen, sorgte aber dafür, daß

diese im Ueberfluß vorhanden war, um eine gesättigte Lösung zu bekommen. Zum Gebrauch wurde natürlich dieser Pikrinätheralkohol aus der Vorratsflasche in eine andere sorgfältig abgegossen. Wie bei dem MÜLLER'schen Verfahren sind die lebenden Tierchen mit möglichst wenig Wasser hineinzuwurfen und damit zu schütteln. Nach einer Minute kommen sie in 70-proz. Alkohol, müssen aber darin bleiben, bis die Pikrinsäure ordentlich ausgewaschen ist und sie wieder weiß geworden sind. Auf diese letztbeschriebene Weise ist mein Material meistens konserviert worden, und dies liefert im allgemeinen die am meisten zufriedenstellenden Resultate.

Was das Färben betrifft, so wurden ganze Tiere mit Hämatoxylin (nach EHRlich) gefärbt und nach dem Schneiden auf dem Objektträger mit Orange G (GRÜBLER) behandelt. Das Orange G löst sich ganz leicht im Wasser, dagegen in starkem Alkohol nur spärlich. Nimmt man aber 70-proz. Alkohol und gießt etwas Essigsäure dazu, so kann man eine genügende Quantität Orange darin lösen. Darin liegt eine Vereinfachung, da dann die allmähliche Ueberführung in wässrige Lösung und die stufenweise Rückführung in starken Alkohol wegfällt. Die so hergestellte Lösung von Orange G färbt sehr rasch und sehr intensiv, daher darf man die Objektträger höchstens eine Minute darin lassen. Am besten ist es aber, eine Kontrolle mit dem Mikroskop vorzunehmen, und wenn die Objekte gut differenziert sind, sie sogleich fertigzustellen.

Zum Schneiden wurde ziemlich hartes Paraffin (Schmelzpunkt 56—58° C) benutzt, da das Chitingerüst der Tiere eine möglichst feste Einbettung verlangt. Geschnitten wurde mit dem von P. MAYER und E. SCHÖBEL verbesserten neuen Schaukelmikrotom, das sehr viel Zeit und Mühe erspart, da die Schnitte immer bandweise zu bekommen waren.

Was schließlich das Modellieren anlangt, so wurde die bekannte BORN'sche Methode benutzt. Ich wandte 1 mm starke Wachsplatten und 200-fache Vergrößerung an, da die Dicke der Schnitte 5  $\mu$  betrug. Mit Hilfe einer gewöhnlichen Camera lucida wurden die betreffenden Stellen sogleich auf der Wachsoberfläche mit einer feinen Nadelspitze gezeichnet. Das Ausschneiden wurde ebenfalls mit einer stärkeren Nadel auf einer Glasscheibe ausgeführt und die ausgeschnittenen Stücke vermittelt einer heißen Stecknadel einfach aneinander geklebt.



### Biologische Bemerkungen.

(Anheftung, Bedeutung der Beinbewegungen, Nahrungsaufnahme, Reaktion auf Lichtreize, Fortpflanzung, Verbreitung.)

An dieser Stelle möchte ich ein paar Worte über die Lebensweise dieser Art sagen, weil sie einiges Interessante darbietet und weil dieses Kapitel im allgemeinen nur wenig berührt wird. Schon durch ihre besondere Art der Fortbewegung sind die Arten der Gattung *Simocephalus* von den meisten nahestehenden Formen leicht zu unterscheiden. SCHÖDLER (50), der im Jahre 1858 diese Tiere zuerst von *Daphnia* getrennt und das Genus *Simocephalus* gegründet hat, war, wie er sagt, durch die Bewegungsart und die in Nachstehendem zu besprechende Anheftungsweise zu der Abtrennung veranlaßt worden. Die Tiere sind nämlich Rückenschwimmer, und die erwachsenen Weibchen schwimmen in dieser Lage mit Hilfe ihrer zweiten Antennen ganz rasch, aber nie sehr lange, da sie sich bald an Wasserpflanzen oder an die Gefäßwände anheften. Die aufrechte Schwimmlage mit dem Kopf nach oben, die für *Daphnia pulex* und verwandte Arten so charakteristisch ist, sieht man selten bei erwachsenen, häufiger aber bei jungen Tieren. Oft läßt sich ein Tier in dieser Lage langsam durch das Wasser sinken, bis es plötzlich mit kräftigen Bewegungen der Ruderantennen wieder fortschwimmt. Darauf, daß der Schalenbau für schnelles und gleichmäßiges Schwimmen ein sehr günstiger ist, hat schon SCHÖDLER aufmerksam gemacht. Man sieht in den abgebildeten Querschnitten, besonders in Fig. 24, die laterale Zusammendrückung der Schalen, welche dieser Anpassung entspricht.

Die eigentümliche Anheftung ist schon 1805 von RAMDOHR (43) erwähnt und dann 1820 von JURINE (25) beschrieben worden wie folgt: „Cet animal est paresseux, il se tient fréquemment fixé contre les parois du vase, qui le renferme, ou contre la tige des conferves.“ Es ist wieder SCHÖDLER, dem wir die Erklärung dieses Vorganges verdanken. Die Leichtigkeit des Anheftens wird durch die eigentümliche Form einer Fiederborste der Ruderantennen ermöglicht. Merkwürdig ist es, daß der sonst genaue LEYDIG (anscheinend ohne die Angabe SCHÖDLER's zu kennen) diese Einrichtung vollständig übersehen hat und außerdem die Zahl der Glieder unrichtig angiebt. Das Basalglied der Antennen trägt, wie SCHÖDLER richtig beschreibt, einen äußeren viergliedrigen



und einen inneren dreigliedrigen Ast. Die Fiederborsten sind dreigliedrig und auf dem Distalglied beider Aeste sind je 3 vorhanden. Das 3. Glied des äußeren Astes und das 1. und 2. des inneren besitzen je eine Fiederborste. Die äußerste Fiederborste des äußeren Astes ist es, welche eine Umwandlung aufweist. Sie ist, wie SCHÖDLER geschildert hat, viel kürzer und nach auswärts gekrümmt, nur auf der äußeren Seite des proximalen Gliedes mit Härchen versehen und besitzt außerdem am Ende eine aufwärts gekrümmte Kralle. Seitlich an der Kralle stehen einige winzig kleine Härchen, welche offenbar auch bei der Anheftung behilflich sind. Auf der beistehenden Textfigur 1, an welcher nur der äußere Ast ganz gezeichnet ist, sieht man das Wesentliche dieses Anheftungsmechanismus. Mit dieser modifizierten Fiederborste gelingt es dem *Simocephalus*, selbst an glatten Glasscheiben Rauigkeiten zu finden, welche das Anheften ermöglichen. Doch habe ich dies bei den reinen geschliffenen Glaskästchen, die ich für meine Versuche benutze, als schwierig erkennen können, während die Tiere sich mit der größten Leichtigkeit (oft nur mit einer Antenne) an Wasserpflanzen anheften.

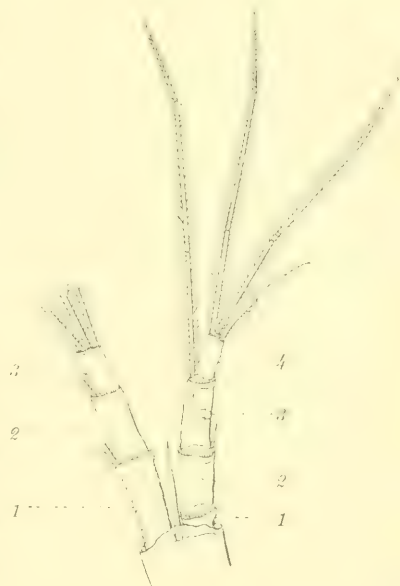


Fig. 1. Zweite Antenne von *Simocephalus sima*. Man sieht rechts den kleinen Haken, welcher zur Anheftung dient. Die Zahlen geben die 4 Glieder des äußeren Astes und die 3 Glieder des inneren Astes an. Vergr. 70.

Da die genaue Haltung des angehefteten Tieres meines Wissens nirgendwo angegeben ist, habe ich mit horizontalem Mikroskop besonders darauf geachtet und in Fig. 4 seine Lage so gut wie möglich abgebildet. Die Ruderantennen sind vermittels der erwähnten Krallen an dem Gegenstande befestigt und der ganze Körper hängt frei hinunter. Wie in Fig. 4 zu sehen ist, legt sich auch die nächste Fiederborste an die Glasplatte an und kann wohl als Stütze dienen.

Ich glaube, daß die Fähigkeit der Anheftung, welche den

anderen Daphniden fehlt, für die vorliegende Gattung eine bionomische Bedeutung hat, indem sie sowohl hinsichtlich der Respiration als hinsichtlich der Ernährung nützlich ist. Bekanntlich ist die Respiration abhängig von der Einwirkung des Wassers auf das Blut durch die Schalen, die Haut und besonders die Beine mit ihren Kiemensäckchen hindurch. Betrachten wir ein Tier in der hängenden Lage, so ist nach Zusatz von etwas Indigo oder Karmin leicht zu sehen, daß ein kontinuierliches Durchströmen des Wassers zwischen den Schalenklappen stattfindet, verursacht durch das regelmäßige Schlagen der 5 Beinpaare. Ebenso wie die Farbkörnchen werden Nahrungsteilchen durch den Wasserstrom herbeigeführt.

Eine gewisse Vorstellung von der großen Bedeutung der regelmäßigen Beinbewegungen bekommt man durch folgende Zahlen. In der größten Anzahl von Fällen führt ein ruhig hängendes Tier mit den Beinen nicht weniger als 300 Schläge in einer Minute aus (bei Zimmertemperatur). Alle Tiere, die mit normaler Geschwindigkeit die Beine bewegten, zeigten nahezu genau diese Zahl. Meine Zählung wurde bei verschiedenen Tieren und unter verschiedenen Umständen ausgeführt, und nur ausnahmsweise habe ich eine geringere Zahl, nämlich 200 bis 150 Schläge gefunden. Die große Bedeutung der Beinbewegungen geht auch daraus hervor, daß bei Tieren, welche unter schlechten Bedingungen stehen<sup>1)</sup>, und selbst bei absterbenden Tieren die Schlagthätigkeit, wenn auch oft äußerst verlangsamt, bis zum Ende zu beobachten ist.

Beiläufig mag bemerkt werden, daß die Zahl der Beinbewegungen nahezu mit der Zahl der Herzschläge übereinstimmt, da die Zahl der letzteren nach meinen Zählungen bei normalen Tieren 250—300 in der Minute beträgt<sup>2)</sup>. Ich habe in meinen Experimenten festzustellen versucht, ob eine bestimmte Korrelation zwischen Beinschlägen und Herzschlägen existiert. Eine strenge Beziehung habe ich nicht gefunden. Fast ohne Ausnahme ist das Schlagen des Herzens etwas langsamer als das der Beine. Ein scheinbarer Zusammenhang zwischen den beiden besteht aber insofern, als bei denjenigen Individuen, welche eine ungewöhnlich

---

1) Durch Mischung von ganz wenig Chloroform zum Wasser kann man Verlangsamung und selbst Stillstand der Bewegungen erreichen. Dauert die Chloroformierung nicht zu lange, so kann sich das Tier in reinem Wasser wieder erholen.

2) SCHÖDLER (49) bestimmte die Zahl der Herzschläge bei *Acanthocercus* auf 250 pro Minute.

langsame Beinbewegung zeigen, auch ein verlangsamter Herzschlag zu beobachten ist. Der Einfluß der Kälte auf die Schlagthätigkeit läßt sich auch erkennen, da sie auf beide hemmend wirkt.

Wie die Beinbewegungen zur Einnahme der Nahrungspartikel dienen, ist leicht verständlich. Wie WEISMANN (55, p. 170) sehr genau geschildert hat, sind die Tiere nämlich einfach gezwungen, alles zu fressen, was mit dem hindurchziehenden Wasserstrom hineingelangt. Die verschiedenen nachher zu erwähnenden Fütterungsversuche, wobei farbige Partikelchen in dem Wasser suspendiert wurden, haben dies auf das schönste gezeigt. In einem schmalen Glaskästchen unter horizontalem Mikroskop konnte man bei angehefteten Tieren die genaue Bahn der Partikel mit großer Leichtigkeit verfolgen. In einem kontinuierlichen Strom gingen sie zwischen den vorderen Schalenrändern hinein; das hinten herausströmende Wasser war ganz rein und nur durch seine Wirkung auf andere passive Teilchen wahrzunehmen. In Fig. 4 habe ich mit den Pfeilen die Richtung dieser Strömung anzugeben versucht. Die Farbkörnchen häufen sich in der medianen Rinne am Bauche des Tieres an, so daß sie hier einen farbigen Streifen bilden, welcher zwischen der Basis der ersten Beine und zwischen den Maxillen gelegen ist und unten teilweise von der Oberlippe begrenzt wird. Das vordere Ende der Bauchrinne ist nämlich mit feinen Härchen besetzt, während die gegenüberliegende Oberlippe auf ihrer etwas vorgewölbten Oberfläche ebenfalls einen Härchenbesatz zeigt. Die Haare sind besonders oben zwischen der Basis der Maxillen zu bemerken, erstrecken sich aber noch weiter nach vorn und etwas weiter nach hinten. Eine solche Einrichtung ist nach CLAUS (17, p. 62) auch bei *Branchipus* wahrzunehmen, und wenn wir uns seiner Benennung anschließen, können wir die obere Partie als Hypopharynx, die untere als Epipharynx bezeichnen. Allem Anschein nach spielen diese Härchen eine Rolle bei der Bildung des erwähnten länglichen Streifens, indem sich die Körnchen zwischen denselben ansammeln und durch sie festgehalten werden. Durch die Bewegungen der Maxillen wird dieser Streifen nach vorn geschoben, so daß er successive zwischen die Kauflächen der Mandibeln gelangt, welche bei vorhandener Nahrung fortwährend Kaubewegungen ausführen und die gekaute Nahrung in den Oesophagus abgeben. Es ist wahrscheinlich, daß von der Spitze der Oberlippe an das Sekret der Oberlippendrüsen sich mit dem Streifen der Nahrungskörperchen vermischt, vielleicht auch die einzelnen Körnchen zusammenhält.



Die Bedeutung der Haare, die eine Art Franze um die freien Schalenränder herum bilden, ist erst in Beziehung zum hindurchströmenden Wasser zu verstehen. Diese Haare sind nämlich am vorderen und am hinteren Rande der Schale kurz oder fehlen vollständig; unten dagegen sind sie lang und greifen auf solche Weise ineinander, daß sie ein förmliches Sieb bilden. Der Vorteil dieser Einrichtung ist leicht verständlich und läßt sich oft unter dem Mikroskop direkt beobachten. Fest geschlossen sind die Schalenränder selbst unten nicht, und durch den Hauptstrom wird eine Nebenströmung von unten her bedingt. Größere Partikel, die hierdurch mitgerissen werden, bleiben einfach an den Haaren hängen. Zwischen die hinteren Beine mit ihren zarten kammartigen Anhängen können daher grobe Partikel nicht hineinkommen; die von vorn hereintretenden Partikel kommen nur zu der sich anhäufenden Nahrungsmasse in dem vorderen Teil der Bauchrinne. — Von dem hinausströmenden Wasser werden auch die Faeces fortgeführt.

Ueber die Bestandteile der Ernährung hat WEISMANN (55, p. 170) angegeben, daß die Daphniden tierische und pflanzliche Zerfallprodukte aufnehmen. Ich kann dieser Angabe zustimmen. Herr Dr. DERRO, Assistent am hiesigen Botanischen Institut, hat die Güte gehabt, für mich den Darminhalt zu untersuchen, und spreche ich ihm hiermit für die mir geleistete Hilfe meinen besten Dank aus. Unter sehr vielen unerkennbaren verfaulenden organischen Teilchen konnten deutlich Diatomeen-Reste erkannt werden — von kleineren Formen ganze Skelette, von größeren Bruchstücke. Außerdem waren von Algen einige Schwärmsporen oder einzellige Stadien noch zu erkennen. Tierische Ueberreste habe ich als solche nicht unterscheiden können, doch nach der erwähnten Ernährungsweise wäre es unmöglich, tierische Zerfallprodukte zu vermeiden.

Wie es bei solchen kleinen Entomostraca fast immer der Fall ist, so reagiert auch *Simocephalus* auf Lichtreize stark positiv phototaktisch. Ich habe gelegentlich in meinen Gläsern sehen können, wie die Tiere sich an der dem Licht zugewendeten Seite ansammelten. Dasselbe Resultat erhielt YERKES (57) bei Experimenten mit *Daphnia pulex*. Hier seien dann ferner die interessanten Experimente von YERKES (56) erwähnt, die gerade an unserer Art ausgeführt wurden. Er hat festgestellt, daß die Tiere positiv photopathisch reagieren, d. h. daß sie von einer wenig beleuchteten Stelle an eine hell beleuchtete heranzukommen



suchen. Es wird unterschieden zwischen *Phototaxis* und *Photopathie*; ersteres Wort bezeichnet eine Reaktion auf Lichtstrahlen, welche in der Richtung der Strahlen positiv oder negativ zur Wirkung kommt. *Photopathie* dagegen bezeichnet die Reaktion auf Helligkeitsunterschiede, welche von der Richtung der Lichtstrahlen unabhängig ist.

Der Prozeß der Häutung (*Ecdysis*), welcher bei den Cladoceren bis jetzt, wie es scheint, nur sehr wenig berücksichtigt wurde, bietet trotzdem einiges Interessante, und ich werde ihn daher später in einem besonderen Abschnitt ausführlicher besprechen (im Anschluß an die Beobachtungen über die Schale).

Was die Fortpflanzung anbetrifft, so vermehren sich die Tiere bekanntlich während des größten Teiles des Jahres parthenogenetisch. Dies gilt insbesondere für die warme Jahreszeit, jedoch kann die parthenogenetische Vermehrung bis in den Winter hinein beibehalten werden. Im letzten Winter (1901—02), welcher durch eine ungewöhnliche Milde ausgezeichnet war, habe ich bis tief in den Winter hinein verschiedene Tiere noch mit parthenogenetischen Eiern gefangen. Selbst noch am 29. Januar (wie ich notiert finde) bekam ich mehrere *Simocephalus* mit solchen Eiern, und am folgenden Tage fischte ich auch eine Anzahl davon, obgleich eine Eiskruste durchbrochen werden mußte<sup>1</sup>). Individuen mit Winteriern und Ephippien wurden bis dahin noch nicht angetroffen. Mitte Februar bei kälterem Wetter erhielt ich verschiedene *Daphnia* mit Winteriern und außerdem ein Exemplar von *Simocephalus* mit Ephippium. Am 22. Februar waren unter dickem Eis in dem schon erwähnten Teich keine Cladoceren mehr zu finden, und bis in den Mai hinein habe ich keine weiteren finden können. In meinen Gefäßen im Laboratorium haben sich die Tiere immer weiter parthenogenetisch fortgepflanzt, den ganzen Winter hindurch — jedenfalls bis zu den Osterferien zu Anfang März. Männchen habe ich nur im Oktober und Anfang November gefunden, außerdem auch Anfang Juni.

WEISMANN berichtet, daß bei *Simocephalus sima* in der Rheinebene bei Freiburg i. B. zwei Sexualperioden auftreten, die eine im Frühjahr, die andere im Spätjahr. Er fand auch im Mai Geschlechtstiere und parthenogenetische Weibchen massenhaft nebeneinander; ferner berichtet er nach Experimenten von VAN

---

1) WEISMANN giebt ebenfalls an (p. 395), daß *Simocephalus* zu den gegen Kälte ziemlich unempfindlichen Arten gehört.

REES, daß schon nach einer Generation von parthenogenetischen Weibchen wieder Geschlechtstiere auftreten (55, p. 370).

Meine Befunde lassen sich sehr gut mit den Beobachtungen von WEISMANN vereinigen. Ich fand Männchen und Weibchen mit Ephippien und Dauereiern Anfang Juni, und dürfte diese Sexualperiode dieselbe sein, welche WEISMANN im Mai beobachtete, da hier in Jena das Tierleben (wie auch die Vegetation) im Vergleich mit Freiburg i. B. etwas verspätet ist. Die zweite Sexualperiode fiel, wie oben genauer gesagt, in den Winter. Auch WEISMANN berichtet, daß die Sexualperiode des Spätjahres sich in den Winter hinein ausdehnen kann; er fand in einem Tümpel „vom 15. Oktober 1876 bis Ende Januar 1877 fortwährend eine kleine Minorität von Geschlechtstieren neben einer großen Ueberzahl von Jungfernweibchen“ (p. 423). Ob die Geschlechterfolge, wie WEISMANN angiebt, immer eine regelmäßig alternierende ist (Abwechslung geschlechtlicher und parthenogenetischer Generationen) kann wohl nur durch eigens für diesen Zweck angestellte Züchtungsexperimente entschieden werden. — Die Zahl der Sommereier ist bei *Simocephalus* eine kleinere als bei der Mehrzahl der gewöhnlichen *Daphnia*-Arten. Bei den letzteren steigt die Zahl nach einer Angabe von SCHÖDLER auf 40 und mehr<sup>1)</sup>: die größte Anzahl, die ich bei *Simocephalus* fand, ist 13, obgleich SCHÖDLER angiebt, daß auch hier die Zahl auf 20—30 steigen kann. In dem Ephippium findet man bei *Simocephalus* nur ein Ei, wie schon SCHÖDLER beobachtete.

Noch eine kurze Erwähnung fordert schließlich das Vorkommen dieser Tiere im allgemeinen. In Süßwassertümpeln und -teichen ist unser *Simocephalus* sehr häufig und sehr weit verbreitet. In Amerika wie in Europa scheint diese Form eine

---

1) Da bei der parthenogenetischen Fortpflanzung im größten Teil des Jahres nur Weibchen entstehen, verläuft die Vermehrung sehr rasch. So schreibt SCHÖDLER in Bezug auf *Daphnia pulex* (50, p. 14): „Die zur Entwicklung erforderliche Zeit beträgt in den Sommermonaten nicht mehr als 3—4 Tage. LIÉVIN erhielt, was hier durchaus nichts Ungewöhnliches ist, von einem Weibchen in 5 Brutfolgen innerhalb 20 Tagen 209 Junge. Nimmt man mit ihm, offenbar weit hinter jener Beobachtung und dem wirklichen Verhältnis zurückbleibend, an, daß jedes Tier in je 10 Tagen jedesmal nur 20 Embryonen und überhaupt nur 5 Brutfolgen zur Entwicklung bringe, so würde doch von einem einzigen Weibchen in 100 Tagen eine Nachkommenschaft von beinahe anderthalb Billionen zu zählen sein.“

von den allerhäufigsten Daphniden zu sein. Es wird angegeben, daß in Süddeutschland diese Art noch häufiger ist als *Daphnia pulex*. Für die hiesige Gegend scheint dies auch zuzutreffen; bemerken möchte ich nur dazu, daß das Erscheinen und Verschwinden dieser Tiere oft sehr plötzlich und ohne erkennbare Ursache vor sich geht. Im Laufe einiger Tage wurde z. B. ein Teich, wo ich oftmals vergeblich gefischt hatte, in großen Scharen mit *Simocephalus* bevölkert. Die Verhältnisse scheinen sich allerdings nicht immer gleich zu bleiben, da ich in diesem Jahre (1902) im Mai *Daphnia pulex* und *D. longispina* häufiger als *Simocephalus* gefunden habe.

### Die Schale.

Die Form der Schale ist schon von SCHÖDLER (50) und von LEYDIG (33) genau beschrieben worden. Der hinuntergebogene Kopf mit stumpfer aufgestülpter „Nase“ — daher der Name *Simocephalus* — und die etwas quadratischen Schalen ohne irgend einen Dornfortsatz sind auffallende Kennzeichen der Gattung. Man kann an der Schale den Kopfschild und die beiden Schalenklappen unterscheiden, welche letzteren in median-dorsaler Linie zusammenhängen. Der Kopfschild ist oben nach hinten in einen Fortsatz ausgezogen, welcher mit der Spitze noch hinter das Herz zurückgreift, ein Verhältnis, welches LEYDIG (Fig. 24) deutlich abgebildet hat. Ich komme darauf bei der Besprechung der Häutung zurück.

Die Schale ist am hinteren Teil des Körpers nicht mit diesem verbunden; kurz hinter der Schalendrüse und der Ansatzstelle der großen Adductoren der Schalen wird der Körper vollständig frei. Der obere Teil des von der Schale eingeschlossenen Raumes bildet den Brutraum. Derselbe erstreckt sich seitlich etwas weiter nach vorn, als es in der Mittellinie der Fall ist. Die Einrichtungen zum Verschluß des Brutraumes sind von zweierlei Art. Bekanntlich erheben sich von der Rückenhaut am hinteren Ende des Brutraumes zwei hintereinander gelegene Zipfel, die den Verschluß nach hinten bewirken. Man bemerkt bei einem trächtigen Weibchen sehr deutlich, wie der vordere Zipfel, durch Blutzufuhr stark aufgetrieben, sich an die dorsale Schalenwand anlegt. Sogar in den Schnittserien habe ich beobachten können, wie der vordere Zipfel von Blutkörperchen strotzt. WEISMANN (55, p. 174) giebt für *Simocephalus* das Gegenteil an, nämlich daß



der zweite Zipfel bei dieser Gattung den genauen Schluß bewirkt. Als weitere Verschlusseinrichtungen funktionieren zwei Seitenfalten des Körpers, die erst im Querschnitt zu erkennen sind; sie scheinen deshalb bis jetzt der Beobachtung entgangen zu sein. Man sieht sie deutlich in Fig. 24, freilich in etwas gefaltetem Zustande; bei normaler Ausdehnung könnten die Falten wohl die Schalen berühren.

Das Kopfschild besitzt seitlich zwei große, dachartige Vorsprünge (obere Kopfkanten), welche die Ansatzstellen der zweiten Antennen überragen und sich nach vorn bis in die Gegend des großen Auges erstrecken. Als deutliche Linie ist diese vorspringende Falte schon in der Seitenansicht eines lebenden Tieres zu bemerken, doch kommt die richtige Natur des Vorsprunges nur im transversalen Schnitt zur Geltung (Fig. 22 *o.lk*).

Von den Haaren, welche an dem unteren Schalenrand eine Art Franze bilden, ist nur wenig zu sagen. Sie sind nicht Fortsätze des untersten freien Randes, sondern haben ihre Ansatzstellen innerhalb der Schalen in geringem Abstände von dem eigentlichen Rande. Diese Thatsache zeigt sich besonders im Querschnitt deutlich (Fig. 23 *fr.h*). Die Haare sind nach innen gerichtet und greifen daher in der Mittellinie ineinander, ein sehr wirksames Sieb bildend. Am vorderen und am hinteren Teile des ventralen Randes sind die Haare kurz; nur in der Mitte sind sie von bedeutender Länge. Hinten geht die Haarreihe allmählich in eine Reihe kurzer Stacheln mit dazwischenstehenden feinen Härchen über. Diese Stachelreihe setzt sich in gleicher Weise wie die Haarreihe fort, am hinteren Schalenrand entlang, bis zur Verwachungsstelle der beiden Schalen an ihrer postero-dorsalen Ecke.

Die Skulptur der Schalen besteht aus den schräg verlaufenden Linien, die sogleich in die Augen fallen und die für die Gattung ganz charakteristisch sind. Nach LEYDIG (p. 155) sind die Linien erhaben und nicht vertieft. In den Schnittserien läßt sich nichts von der Skulptur erkennen, doch glaube ich die Angabe LEYDIG's auf Grund meiner Beobachtungen am lebenden Tier bestätigen zu können.

Die histologische Bildung der Schale ist selbstverständlich im Querschnitt am besten zu sehen. Bekanntlich ist die Schale aus 2 Lamellen mit beträchtlichem Zwischenraum zusammengesetzt, und die beiden Blätter werden durch sogen. Stützbalken auseinandergehalten. Letztere sind natürlich quergelegen und mit



verbreiterten Basen an der Schalenduplikatur befestigt. In diesem Innenraume geht die Cirkulation der Blutflüssigkeit vor sich, größtenteils in ganz bestimmten Bahnen. Man sieht in den Figuren 23 und 24 den Querschnitt der Schale und bemerkt die Stützbalken sowie vereinzelte Blutkörperchen in den Hohlräumen. LEYDIG meinte (p. 157), daß die Stützbalken wenigstens zum Teil hohl seien. Dieser Angabe will ich nicht widersprechen, doch konnte ich nichts von diesen Hohlräumen bei meinen Präparaten erkennen. Von den Epithelien, die bei der Ausscheidung der Schalenlamellen thätig sind, ist nur sehr wenig zu sehen. Innerhalb der äußeren Lamelle bemerkt man aber eine dünne Zellschicht mit vereinzelten abgeplatteten Kernen (Fig. 23).

Es bleibt noch die Substanz der Schale zu besprechen. Bekanntlich besteht die Schale aus einer chitinösen Grundmasse, die mit verschiedenen Kalksalzen imprägniert ist und dadurch ihre festere Konsistenz gewonnen hat. — Ich muß zuerst eine Bemerkung von LEYDIG erwähnen, die, wie ich glaube, nicht ganz zutreffend ist. Von *Simocephalus* und *Daphnia longispina* sprechend, sagt er (33, p. 15): „Man sieht die anorganischen Ablagerungen am frischen Tiere.“ Er dachte dabei an fleckenartige Stellen auf der Schale, welche er auch abbildet; ich habe dieselben nur einmal in einem vereinzeltten Falle am lebenden Tiere gesehen, obgleich ich oft danach suchte, und es bleibt unsicher, ob die betreffenden Ablagerungen eine andere chemische Zusammensetzung haben als die Schale selbst. Es scheint mir sogar nicht ausgeschlossen, daß sie bei der normalen Schale lebender Tiere vollständig fehlen<sup>1)</sup>. Daß der Kalk in der Schale zumeist nicht (wenigstens nicht in den inneren Teilen) als sichtbare Ablagerung vorhanden ist, kann man jetzt wohl für ziemlich feststehend halten, da verschiedene Forschungen an anderen Crustaceen dasselbe ergeben haben. Betreffs seiner Untersuchungen über den Panzer des *Astacus* schreibt BÜTSCHLI (6, p. 347): „Von besonderem Interesse ist die Frage nach dem Verhalten des Kalkes zu der nach der Entkalkung verbleibenden chitinösen

---

1) Die sternförmigen Ablagerungen, die LEYDIG beschreibt, habe ich zwar einigemal gesehen, doch außer dem oben erwähnten Fall immer erst, nachdem der Tod eingetreten war und die Tierchen eine Zeitlang im Wasser gelegen hatten. Es wäre denkbar, daß LEYDIG's Tiere zuweilen schon tot oder im Sterben begriffen waren, da er selbst von einigen Individuen spricht, bei denen jede Spur solcher Gebilde fehlte.

Substanz. Meine Erfahrungen ergaben, daß die Struktur aller Lagen im verkalkten und entkalkten Zustande im wesentlichen dieselbe ist; woraus folgt, daß die anorganische Substanz nicht in irgend einer bestimmten Form der organischen eingelagert sein kann, sondern dieselbe gleichmäßig imprägnieren muß, und daß sie vor allem nicht etwa in Hohlräumen der organischen Substanz abgelagert ist. Es ist die nach der Entkalkung restierende Chitinsubstanz, an welche die Kalksalze gebunden sind.“

Ich habe auch ohne große Schwierigkeit einige Experimente ausgeführt, welche den Zustand des Kalkes in der Schale erläutern. Es findet bei Zusatz von Säuren, wie LEYDIG richtig angiebt, eine deutliche Gasentwicklung statt, die offenbar auf der Lösung der Kalksalze beruht. Die ganze Form der Schalen bleibt natürlich nach der Entkalkung noch unverändert. Das umgekehrte Experiment, bei dem die organische Substanz durch Glühen entfernt wurde, ergab zu meiner Ueberraschung ganz ähnliche Endresultate. Die feinere Struktur der Schale bis zu den charakteristischen Schalenlinien blieb noch in schönster Weise erhalten. Auch die am Schalenrand ansitzenden Haare waren nach dem Glühen noch deutlich als solche zu erkennen. Bei ausgeglühten Schalen kann man das Vorhandensein von Kalksalzen direkt chemisch nachweisen und zur selben Zeit von der ganz ansehnlichen Quantität des Kalkes einen Begriff bekommen. Diese beiden Experimente können dann gut als ein Beweis dafür angesehen werden, daß bei *Simocephalus* wie bei *Astacus* die organische Substanz mit der anorganischen gleichmäßig imprägniert ist. Von dem Ausrystallisieren des Kalkes nach der Häutung wird im nächsten Abschnitt die Rede sein.

**Ecdysis (Häutung).** Bei den Autoren habe ich nichts Genaues über die Häutungen gefunden, so daß ich einige Thatsachen angeben will, die ich nebenbei konstatiert habe. Was erstens die Häufigkeit der Haut-Abwerfung betrifft, so war es leicht, ein einziges Tier getrennt zu halten und das Wasser alle paar Tage nach abgeworfenen Häuten zu durchsuchen. Ich experimentierte mit einem erwachsenen (geschlechtsreifen) Weibchen und war sofort von der relativen Häufigkeit sowohl als von der Regelmäßigkeit überrascht. 4—5 Tage scheint die gewöhnliche Dauer einer Haut zu sein, und ich kam gleich dazu, die Tage bestimmen zu können, an welchen eine abgeworfene Haut zu erwarten war. Die Häufigkeit der Häutung bei jungen, immer noch wachsenden Tieren habe ich nicht speciell untersucht. Da aber das wirkliche Wachs-

tum davon abhängig ist — bekanntlich werden die Tiere mit jeder Häutung sprungweise größer — so ist es höchst wahrscheinlich, daß in jüngeren Stadien dieser Vorgang noch öfter vor sich geht.

Wie schon LUBBOCK (36) bei seinen Untersuchungen über *Daphnia magna* (*D. Schöfferi* BAIRD) beobachtet hat, habe ich auch bei *Simocephalus* zuweilen die Schale mit Vorticellen besetzt gefunden. Solche Tiere zeigten, mit bloßen Augen gesehen, ein eigentümlich schmutziges Aussehen. Bei der Häutung bleiben die Vorticellen natürlich auf den abgeworfenen Schalen. Sehr bald aber, schon nach wenigen Stunden, fand ich welche auch auf der neuen Haut. Diese rasche Besiedelung, welche wahrscheinlich auf Vorticellen-Schwärmen beruht, scheint mir besonders bemerkenswert.

Obgleich wenig Hoffnung bestand, den Moment der Häutung zu finden, habe ich doch einmal ein Tier unter dem Mikroskop gehabt, gerade während der Prozeß der Häutung vor sich ging. Die Dauer des Prozesses ist aber so überraschend kurz, daß man den Vorgang nur in seinen Hauptzügen, jedoch nichts von der Art der Loslösung der Haut wahrnehmen kann. Die ganze Häutung spielt sich nämlich in weniger als einer Minute ab. Mit einem Schlage platzt die Schale, und trennt sich oben der Kopfschild von den beiden Schalenklappen ab, bleibt aber am unteren Ende noch mit den ersten Antennen und den übrigen Schalenteilen in Zusammenhang. Der Kopf wird hierdurch schon beinahe frei, und durch die so entstandene Oeffnung werden zuerst der Kopf, danach die Schale und dann die hinteren Teile des Körpers herausgezogen<sup>1)</sup>. Die beiden Schalenklappen scheinen auch in der Medianlinie oben auseinanderzuspringen, was auch das Freiwerden des hinteren Teiles erleichtern dürfte. — Die bionomischen Umstände, die den Prozeß begleiten, sind auch von Interesse. Beim ersten Blick bemerkte ich, daß bei diesem Tiere nicht alles ganz normal war; dasselbe lag ungewöhnlich ruhig, Herz- und Beinschläge waren verlangsamt, und der Darm enthielt eine hellgrüne Flüssigkeit ohne feste Körper. Nach dem Ausschlüpfen war das Exemplar sehr durchsichtig und augenscheinlich sehr weich. Eine halbe Stunde lang habe ich es unter dem Mikroskop beob-

1) Hinsichtlich des *Astacus* ist es wohlbekannt, daß bei der Ecdysis die Trennungslinie dorsal zwischen Cephalothorax und Abdomen liegt, und daß sich das weiche Tier durch den hier entstehenden Riß herauszieht. Nach der Beobachtung, die ich bei *Simocephalus* habe machen können, läßt sich wohl sagen, daß ein analoger Prozeß auch hier vorgeht.



achtet; es blieb noch ruhig, die Beine langsam bewegend, während es allmählich undurchsichtiger wurde. Jetzt that ich das Tier in das Gefäß zurück. Es schwamm sehr wenig, lag vielmehr ganz passiv am Boden, von den Wasserströmungen hin und her bewegt. Nach etwa 5 Stunden lag mein Exemplar noch unten und zeigte bis dahin keine festen Nahrungsteilchen im Darm. Nach 9 Stunden fand ich aber solche vor. Am folgenden Tage war alles wieder normal geworden. Es ist wohlbekannt, daß auch *Astacus* und andere höhere Krebse zur Zeit der Häutung keine Nahrung aufnehmen und sich sehr ruhig verhalten.

In einem Falle habe ich bemerken können, wie ein *Ephippium* bei der Häutung abgestoßen wurde und mit der abgeworfenen Haut in Verbindung blieb. Die Abstoßung des *Ephippiums* vollzieht sich demnach durch eine Häutung; auch WEISMANN scheint die Häutung und die Ablage des *Ephippiums* als zusammengehörige Vorgänge anzusehen (55, p. 207).

Ein interessantes Vorkommnis habe ich noch zu beschreiben, welches bis jetzt, wie ich glaube, nicht erwähnt worden ist. In jeder abgeworfenen Haut nämlich, nachdem sie einige Zeit im Wasser gelegen hat, ist eine Anzahl kleiner Kryställchen zu sehen, die äußerst regelmäßig immer wieder zu finden sind und die ein sehr charakteristisches Aussehen haben. Die Krystalle liegen offenbar in dem Zwischenraum der Schalenduplikatur, da sie weder von der inneren noch von der äußeren Seite mit einer Nadel abzukratzen sind. Sie von der Schale zu entfernen ist gar nicht leicht, und dies kann erst nach Durchbrechung einer Schalenlamelle geschehen.

Bei der vorhin erwähnten Gelegenheit, als ich den Prozeß der Häutung mit ansah, vermochte ich auch die Entstehung dieser Krystalle zu verfolgen. Die neuabgehäutete Schale ist, wie ich vorher vermutete, ziemlich durchsichtig und zeigt keine Spur von den Krystallen. Erst nach Verlauf einer halben Stunde oder etwas mehr, von dem Abwerfen an gerechnet, sind die Krystalle, wenn auch noch sehr klein, zu erkennen. Diese nehmen während der nächsten Stunden fortgesetzt an Größe zu.

Die Krystalle sind in Wasser und in Alkohol unlöslich; sie sind aber nicht beständig, sondern zersetzen sich allmählich. In schwachen Säuren (Essigsäure, Chromsäure) lösen sie sich sofort und fast ohne erkennbaren Ueberrest. Die Krystalle sind stark doppelbrechend und während des Prozesses der Zersetzung umgeben sie sich mit einem immer zunehmenden, einfach brechenden



Hof. Die Krystalle scheinen sich in sehr verschiedener Zeitdauer zu zersetzen. Häufig ist schon nach wenigen Stunden im Wasser eine veränderte Rindenschicht oder ein Hof um manche Krystalle herum zu bemerken, während andere noch vollständig unverändert und scharfkantig geblieben sind. Einige abgeworfene Häute, die ich vor Monaten in Glycerin einlegte, zeigen noch jetzt einige unveränderte Krystalle neben einer großen Anzahl solcher mit sie umgebenden Zersetzungshöfen.

Es scheint mir, daß wir es mit denselben Krystallgebilden zu thun haben, über welche BIEDERMANN (3) eingehend gesprochen hat. Ich habe selbst Gelegenheit gehabt, Herrn Prof. BIEDERMANN meinen Befund vorzuzeigen, und möchte ihm an dieser Stelle meinen Dank sagen für seine freundliche Beihilfe. Er ist der Ansicht, daß dieselben Krystalle vorliegen, wie er sie bei *Homarus* etc. gefunden hat. Dort sind diese Krystalle als komplizierte „Mischkrystalle“ anzusehen, bei denen neben Calciumkarbonat und Calciumphosphat auch eine eiweißartige organische Substanz vorhanden ist. Höchst wahrscheinlich handelt es sich um Krystalle einer Doppelverbindung von Calcium und Natrium (bezw. Kalium), ähnlich dem Gaylüssit, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben (4, p. 181). Vollständig ähnliche Gebilde sind aus dem Blute von Krebsen und Schnecken zu gewinnen.

Wie diese Krystalle bei *Simocephalus* entstanden sind und was für eine Bedeutung sie haben, ist sehr schwer zu sagen. Man kann nur annehmen, daß aus den abgeworfenen Schalen, jetzt von dem lebenden Protoplasma nicht mehr beeinflußt, etwas durch das Wasser herausgelöst wird, was alsbald wieder auskrystallisiert. Aller Wahrscheinlichkeit nach stellen diese charakteristischen Krystalle den ganzen mineralischen Bestandteil solcher abgeworfenen Häute dar. Ueber die physikalischen und chemischen Prozesse, die diese Ausscheidung verursachen, sind wir noch sehr im Dunkeln.

## Das Centralnervensystem.

**Allgemeine Verhältnisse.** Das Centralnervensystem bei *Simocephalus sima* besteht wie bei den anderen Crustaceen aus Ganglion opticum, Gehirn, Schlundring und Bauchmark. Auffallend ist die Entfernung zwischen den beiden Längssträngen des Bauchmarks, welche dadurch bedingt wird, daß eine Einstülpung

der Körperwand, die sogen. Bauchrinne, größtenteils zwischen die beiden Längsstränge sich einschiebt (Fig. 23). Schon CLAUS betonte, daß die Bauchganglienkeite der Phyllopoden aus diesem Grunde ein deutlich strickleiterförmiges Aussehen hat. Die verbindenden Querkommissuren gehen oberhalb der Bauchrinne über dieselbe hinweg: sie verlaufen nahezu horizontal und gerade da, wo die Nervenstränge hoch liegen, aber bogenförmig gekrümmt da, wo die Nervenstränge tiefer neben der Bauchrinne sich befinden. Letzteres ist bei den hinteren Querkommissuren der Fall.

Auffallend sind auch die Längenverhältnisse des Nervensystems, besonders die Beziehungen zwischen der Gesamtlänge des Centralnervensystems und derjenigen des Körpers. Wie relativ kurz die ganze Ganglienkeite ist, fällt sofort auf, und durch Messung stellt sich heraus, daß, abgesehen von den Augennerven, die gesamte Länge nur ungefähr der Hälfte der Körperlänge gleichkommt. Die Nerven zum 3. und 4. Beinpaar verlaufen nach hinten und dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß während des Wachstums des Körpers und der Beine eine relative Verkürzung des Nervensystems eingetreten ist; denn bei den Embryonen hat das Nervensystem eine relativ größere Länge. Unter den verschiedenen Embryonen, die zufällig im Brutraum des Muttertieres geschnitten worden sind, kommen wohl einige vor, die in der Längsrichtung gut getroffen sind, entweder in sagittaler oder in horizontaler Richtung. Solche Schnittserien zeigen die vollständige Länge dieses embryonalen Nervensystems; ganz überraschend weit nach hinten kann man hier das Bauchmark verfolgen, und die relative Länge beträgt etwa drei Viertel der gesamten Körperlänge. Die folgenden, nach den Messungen berechneten Zahlen, als Tabelle zusammengestellt, zeigen den Unterschied zwischen dem Embryo und dem erwachsenen Tier deutlich.

Länge des Nervensystems (außer Augennerven),  
gesamte Körperlänge als 100 bezeichnet:

Ausgewachsene Exemplare.		Embryonen im Brutraum.	
No. 1. Sagittalschnittserie	45,2	No. 14 B. Sagittalschnittserie	78,4
„ 9 A. Horizontalschnittserie	51,9	„ 11 A. Horizontalschnittserie	78,0.

Wir haben also hier einen Beweis dafür, daß das Nervensystem ursprünglich viel länger gewesen ist und daß die Nervenkette sich nicht in dem Grade vergrößert hat wie der übrige Körper.

Was nun die Lage des Centralnervensystems betrifft, so er-

streckt es sich von der Gegend unter den Leberhörnchen bis etwas hinter die Ansatzstelle des 5. Beinpaares (Fig. 1). Ganglion opticum und Gehirn allein sind in dem eigentlichen Kopf gelegen und durch den sanft aufsteigenden Schlundring mit dem Bauchmark verbunden. Der Anfangsteil des Bauchmarkes steigt allmählich aufwärts, macht dann eine Biegung und geht in horizontaler Richtung weiter<sup>1)</sup>. Der aufsteigende Teil umfaßt das 1. und 2. Ganglienpaar und reicht bis zum 3. Von hier an bleiben die Nervenstränge ungefähr auf demselben Niveau, liegen nahe unter dem Darmkanal und gehen einigermaßen parallel mit den großen Längsmuskeln des Körpers, wie man in transversalen Schnitten (Fig. 23 u. 24) sehen kann.

**Das Ganglion opticum.** Die erste Abteilung des Nervensystems, das Ganglion opticum, besteht aus 2 kugeligen, aneinander grenzenden Ballen von Punktsubstanz, die fast überall mit einer Decke von Ganglienzellen bekleidet sind. Ich glaubte zuerst die Meinung SAMASSA's (46) bestätigen zu können, wenn er sagt, daß diese beiden Markballen aneinander stoßen, ohne jedoch Fasern auszutauschen. Daß dieser thatsächliche Austausch von Fasern nur stellenweise vorkommt, und daß größtenteils die Ballen deutlich voneinander getrennt erscheinen, ist zuzugeben, daß aber Faserverbindungen vorhanden sind, kann ich jetzt nicht mehr bezweifeln. LEYDIG sagt in seinem großen Werk (33), daß das Sehganglion durch die Verschmelzung von 2 Schenkeln entstanden ist, und ebenso zeichnet CLAUS (13) bei seiner Beschreibung von *Daphnia similis* den vorderen Teil des Ganglion opticum als eine einheitliche Masse. Ich kann mich diesen Ansichten nicht völlig anschließen; doch insofern, als ein Faseraustausch existiert, haben die beiden Beobachter recht. Daß *Daphnia similis* in Wirklichkeit ähnliche Verhältnisse zeige, wie unser *Simocephalus* (*Daphnia*) *sima*, darf ich nicht ohne weiteres behaupten, obgleich es zu vermuten ist, während ein Austausch von Nervenfasern kaum als richtige Verschmelzung bezeichnet werden kann.

Ich finde zwei getrennte Verbindungsbrücken, von denen die eine mehr antero-dorsal, die andere mehr postero-ventral ist

---

1) Die dorsale Biegung, welche das Plattenmodell (Fig. 10) zeigt, ist augenscheinlich größer als in Wirklichkeit, was wahrscheinlich durch eine starke Krümmung des betreffenden Exemplares bedingt ist.

(Fig. 14). - Ueber die Struktur der Punksubstanz konnte ich nichts Genaueres erkennen. Die Ballen sind von einem meist einzelligen, zum Teil auch mehrzelligen Lager von Ganglienzellen umgeben, das nur da fehlt, wo in der Mitte die beiden Ballen sich gegenseitig abplatten. Die Augennerven treten, wie von SAMASSA richtig geschildert, vollständig getrennt aus jeder Hälfte des Ganglions aus, lassen daher auch natürlich einen dreieckigen Zwischenraum neben ihrer Austrittsstelle frei<sup>1)</sup>. Von der ganzen nach vorn gerichteten Oberfläche der beiden Ganglionhälften treten die Fasern aus, ziehen gegen das Auge hin, in das sie eintreten, und in dessen Mitte sie sich noch eine Strecke weit erkennen lassen. — Bei Embryonen liegt das Ganglion opticum dem Auge direkt an. Dasselbe befindet sich über dem Auge, da das letztere unmittelbar vor dem Gehirn liegt (Fig. 20). Das Ganglion opticum entspringt zu dieser Zeit an der oberen Fläche des Gehirns und zieht sich in einem Bogen abwärts nach dem Auge hin (Fig. 21).

**Das Gehirn** (supraösophageales Ganglion). Das Gehirn hat, von der Seite betrachtet, eine abgerundet-viereckige Gestalt (Fig. 1). Vorn oben treten die beiden ziemlich starken Kommissuren des Ganglion opticum ein. Hinten oben treten die Schlundkommissuren aus, so daß das Gehirn zwischen diesen Strängen sozusagen frei hinunterhängt.

Es besteht deutlich aus zwei lateralen Hälften; hinten und oben sind dieselben mehr getrennt als vorn und unten, indem die breite Kommissur, welche die Gehirnhälften verbindet, hinten nur niedrig ist und nach vorn bis fast zur ganzen Höhe des Gehirns sich verbreitert (Fig. 14). Die Kommissurenfasern sind hauptsächlich im unteren Teil des Gehirns gelegen.

Das Gehirn ist von einer Lage von Ganglienzellen umgeben, welche meist nur aus einer Zellschicht besteht und nur stellenweise, insbesondere an der Vorderseite, mehrschichtig ist. Die

---

1) SAMASSA bezeichnet als dorsale Seite des Ganglion opticum diejenige, aus welcher die Augennerven austreten. Es ist nicht anzunehmen, daß er sich über die Thatsachen selbst täuscht, aber aus der betreffenden Stelle ebensowohl wie aus verschiedenen anderen geht deutlich hervor, daß er das Tier nicht in der primitiven, d. h. horizontalen Lage betrachtet hat. Zu vermuten ist, daß er es in einer häufig zu beobachtenden Schwimmlage aufgetaucht hat, in welcher der Kopf nach oben gerichtet ist. In dieser Weise läßt sich erklären, daß er als dorsal bezeichnet hat, was in der That vorn (anterior) ist.



hintere Fläche des Gehirns (welche dem Oesophagus zugewandt ist) entbehrt des Belages der Ganglienzellen, mit Ausnahme der wenigen Zellen, von welchen später die Rede sein wird.

Im Innern des Gehirns finden wir die Kommissuren und die sogen. Markballen, welche in eigentümlicher Weise angeordnet sind. Diese Verhältnisse sind kompliziert und könnten nur dann völlig aufgeklärt werden, wenn man den ganzen Faserverlauf des Gehirns kennen würde. Da ich denselben nicht speciell verfolgt habe, so muß ich mich darauf beschränken, die Lage der hauptsächlichlichen Markballen zu beschreiben.

Auch die früheren Autoren haben diese Markballen erwähnt und dieselben als eine Anhäufung von Nervenfasern gedeutet<sup>1)</sup>. Mir scheint eine genauere Erklärung möglich, wenn man die neueren Arbeiten von BETHE (2) zum Vergleich herbeizieht. BETHE hat bei *Carcinus maenas* die Faserung des Gehirns eingehend verfolgt und auch die Form der Ganglienzellen (Neuronen) erkannt. Die Zellkörper der Neuronen liegen an der Peripherie und bilden den Ganglienzellenbelag des Gehirns. Die Axenfortsätze dieser Zellen treten in das Gehirn ein und verzweigen sich hier in mannigfacher Weise. An denjenigen Stellen, wo die „Endbäumchen“ der Aeste der Axenfortsätze liegen, sieht man eine feine Fasermasse, das Neuropil. Diesen Neuropilmassen entsprechen also die Markballen der Autoren. Die Markballen sind folglich diejenigen Stellen des Gehirns, an welchen die Nervenstränge zusammenlaufen und durch die Seitenäste miteinander in Verbindung treten<sup>2)</sup>.

Ich gehe nun zu der Beschreibung der Markballen über. Ich habe dieselben in Fig. 15—19 nach photographischen Aufnahmen

---

1) Ueber die Marksubstanz oder Punksubstanz erwähne ich eine Bemerkung von KRIEGER (28, p. 540), welche sich auf *Astacus* bezieht und einigermaßen das Richtige trifft: „Meine Untersuchungen haben mich zu demselben Resultat geführt, zu dem LEYDIG und DIETL kamen, das weiter von H. SCHULTZE und BELLONCI bestätigt wurde. Die Punksubstanz ist ein Netzwerk, oder vielleicht richtiger ein Filz von feinsten Fasern.“

2) Ich versuchte mittels der Methylenblaumethode bei Daphniden Färbungen der Neuronen zu erhalten, aber ich hatte keinen Erfolg. Ebenso blieben meine Versuche mit der GOLGI-Methode bei anderen niederen Crustaceen ohne günstiges Resultat und habe ich mich deshalb bei Daphniden nicht weiter auf diese Methode verlegt. Aus diesem Grunde kann ich bei der Deutung der Punksubstanz nur auf die Analogie der BETHE'schen Befunde verweisen.

dargestellt. Die paarigen Hauptmarkballen, von denen SAMASSA und andere Autoren sprechen, nehmen, wie schon der Name andeutet, ziemlich viel Platz ein, besonders nach vorn zu. Zwischen den Hauptmarkballen, aber bedeutend kleiner, ist der sog. centrale Markballen zu sehen, und ebenfalls median, aber antero-ventral gelegen ist eine dreieckige Markanhäufung, die sich als Ausgangscentrum für die beiden Nerven zum Nackenorgan (Tegumentarius) darstellt (Fig. 17, 19). Hinten und ventral, an der Austrittsstelle des Antennarius I sind zwei seitlich gelegene und voneinander getrennte Anhäufungen von Marksubstanz, welche offenbar das Ausgangsgebiet dieser Nerven bilden (Fig. 19).

Im hinteren Teil des Gehirns und nahe der Unterfläche desselben befindet sich der sogen. „Centralkörper“. Derselbe ist von vielen Autoren erwähnt oder in Figuren angedeutet worden. Er bildet auf Schnitten ein längliches, durch einen umgebenden hellen Hof oft deutlich abgegrenztes Gebilde<sup>1)</sup>; in der Seitenansicht des Gehirns erscheint er als ein heller Kreis (Fig. 16, 18 *ptc.n.*). Der Centralkörper hat ein etwas anderes Aussehen als die Markballen, indem er weniger faserig, als vielmehr körnig erscheint. Zellen sind in demselben nicht enthalten. Einzelne Fasern verbinden ihn mit dem übrigen Gehirn, aber das Eintreten von Faserbündeln konnte ich nicht beobachten. Es ist mir zweifelhaft, ob der Centralkörper auch eine Neuropilmasse ist. CLAUS deutet denselben als einen Kreuzungspunkt verschiedener Faserzüge (17, p. 32).

CARLTON (7), der das Gehirn von *Leptodora hyalina* durchforschte, hat die verschiedenen Markanhäufungen mit geeigneten Namen bezeichnet, und obgleich nicht zu erwarten ist,

---

1) In seiner späteren Arbeit über *Branchipus* kommt CLAUS (17, p. 32) gelegentlich auf die Verhältnisse im Gehirn bei *Daphnia* zu sprechen. Hier meinte er, daß sich eine rundliche Erhebung an der Frontalseite des Centralkörpers befinde, dem Gebilde entsprechend, das er auch bei *Branchipus* beschreibt und das WEISMANN ebenfalls bei *Leptodora* bemerkt hat. Ich kann von einer solchen medianen Erhebung des Centralkörpers nichts erkennen und glaube, daß die angebliche Erhebung dasselbe Gebilde ist, welches ich gemeinsam mit den neueren Autoren als centralen Markballen bezeichnet habe und welches sich in Fig. 17 *c.n.* gut erkennen läßt. Wenn man die Fig. 46 von SAMASSA (l. c.) in Vergleich zieht, bemerkt man sofort, wie bei *Leptodora* der centrale Markballen dicht vor dem Centralkörper liegt, also gerade an der Stelle, wo er leicht als wirkliche Erhebung des Centralkörpers angesehen werden könnte.

daß die Verhältnisse hier genau übereinstimmen, so sind doch immer die Hauptzüge zu erkennen, so daß ich mich insofern an ihn anschließen werde, als ich seine Bezeichnungen benütze. Nach ihrer Lage sind natürlich die Hauptmarkballen als lateral zu bezeichnen, während der centrale Markballen auch fernerhin als central bezeichnet werden muß. Um konsequent zu sein, wird der „Centralkörper“ postcentrale Neuropilmasse genannt, und diese soll bei *Leptodora* durch mediane Vereinigung aus zwei postcentralen Massen entstehen, was aber bei *Simocephalus* nicht wahrzunehmen ist. Weiter zurück haben wir die beiden postlateralen Massen, welche am Ursprung des Antennarius I liegen; ferner vorn median diejenige, von welcher die Nackennerven entspringen und die wir wohl präcentral nennen dürfen, da sie höchst wahrscheinlich der von CARLTON in gleicher Weise bezeichneten entspricht, obgleich Nerven zum Nackenorgan bei *Leptodora* fehlen.

Die lateralen Massen (Fig. 17 *l.n*) sind durch eine große Anzahl von Kommissurenfasern verbunden, die hauptsächlich im unteren und hinteren Teil des Gehirns verlaufen (Fig. 17, 19, 16). Vorn treten die vom Ganglion opticum kommenden Fasern heran, (Fig. 17), und hinten sind die quergetroffenen Fasern vom Schlundring in transversalen Schnitten eine Zeit lang deutlich zu verfolgen. Ich halte also die lateralen Massen (Hauptmarkballen) für das Neuropil, in welchem die optischen Fasern mit den Fasern des Bauchmarks zusammentreffen.

Die präcentrale Masse (Fig. 19 *pr.c.n*), von der auf dem tieferen Schnitt die Nerven zum Nackenorgan (Tegmentarius) entspringen, läßt sich nach oben verfolgen, wo sie in Zusammenhang mit der centralen Masse (Fig. 17 *c.n*) zu kommen scheint. Dieser centrale Teil des Gehirns ist recht kompliziert gebaut, und die Verhältnisse sind außerordentlich schwierig zu verstehen. Ich muß darauf verzichten, diesen Teil des Gehirns genau zu beschreiben und aufzuklären, da ich mich, wie schon oben gesagt, nicht speciell auf das Studium des Verlaufs der Faserung verlegt habe, welches hauptsächlich auf GOLGI-Präparate gegründet sein müßte (siehe p. 471 Anmerkung 2).

Der Hauptnerv zum Medianauge hat seinen Ursprung auch am vorderen unteren Ende des Gehirns, direkt hinter der präcentralen Masse. Es ist wahrscheinlich, daß die centrale Masse auch eine gewisse Beziehung zum Medianauge hat, da die Fasern der



Nerven des Medianauges von der präcentralen Masse zur centralen Masse aufzusteigen scheinen (Fig. 15).

Am hinteren Teil des Gehirns tritt der Antennarius I ein. Die am Abgang dieser Nerven gelegenen Neuropilmassen sind oben als postlaterale Massen bezeichnet worden. Man sieht dieselben in den Figuren 17, 18, 19 (*ptl.n*). Auf Fig. 17 bemerkt man die Verbindung mit dem übrigen Gehirn; einige Fasern gehen nach den lateralen Massen, und zahlreiche Fasern gehen als Kommissurenfasern von einer Seite zur anderen. — Die hintere Fläche des Gehirns weist, wie schon angedeutet, nur wenige Ganglienzellen auf. Auffallend sind am unteren Teil der hinteren Fläche 2—3 große Ganglienzellen; in Fig. 19 (*g.gz*) kommt eine davon deutlich zum Ausdruck. Es werden dies wohl die nämlichen großen Ganglienzellen sein, die CLAUS bei Branchipus (17, p. 33) nachgewiesen hat und die auch SAMASSA bei Sida fand. CLAUS und SAMASSA haben 3 solche Ganglienzellen beschrieben, 2 laterale und davor eine mediane. Auf einigen Schnittserien konnte ich 2, auf anderen 3 solche Zellen bemerken. Was für eine Bedeutung sie besitzen, darüber ist weder eine Ansicht ausgesprochen, noch vermag ich eine solche zu äußern.

Der Schnitt Fig. 16 trifft das Gehirn vor der Eintrittsstelle des Antennarius I und vor den postlateralen Massen; man sieht oben rechts und links die großen Faserstränge der Schlundkommissur, darunter zahlreiche Kommissurenfasern und unten die postcentrale Masse.

**Der circumösophageale Ring (Schlundring).** Vom Gehirn gehen nach hinten die 2 großen den Schlund umfassenden Kommissuren aus, um durch Verbindung mit den subösophagealen Ganglien einen vollständigen Schlundring zu bilden. Wie die Seitenansicht (Fig. 10) zeigt, wird die Schlundkommissur von vorn nach hinten in der dorsoventralen Dimension allmählich schmaler, erfährt aber hinter dem Oesophagus eine auffallende Verbreiterung. In querer Richtung sind die Schlundkommissuren durchweg nur schmal, wie Fig. 11 zeigt. SAMASSA (p. 116) meint, daß Ganglienzellen allein da vorkommen, wo die beiden Nerven zur 2. Antenne abgehen. Selbstverständlich sind an diesen Stellen Ansammlungen von Ganglienzellen vorhanden, aber die Schlundkommissuren werden auch an ihrer ganzen Außenfläche von einer regelmäßigen Lage von Ganglienzellen bedeckt. — Wie eben angedeutet, entspringen vom Schlundring aus die 2 Nerven zur 2. Antenne (Antennarius II), von denen der erste (Ant. II major)



sehr stark ist und ebenda heraustritt, wo der Oesophagus durch den Schlundring hindurchzieht, während der zweite (Ant. II minor), der viel kleinere, erst etwas weiter hinten vom subösophagealen Ganglion seinen Ausgang nimmt (Fig. 9). Der Verlauf beider Nervenpaare ist annähernd vertikal, doch sind die Nerven etwas rückwärts und seitlich nach außen gebogen. Ferner sieht man auch deutlich, wie der größere Nerv sich bald in zwei verzweigt, und wie die beiden Äeste an die großen Muskeln der Ruderantenne herantreten.

Schon vor langer Zeit hat CLAUS darauf aufmerksam gemacht, daß der Ursprung des Antennarius II bei den niederen Crustaceen eine auffallend andere Lage hat als bei den höheren, bei welchen er vom Gehirn ausgeht. Freilich haben wir bei den Daphniden zwei abgehende Nerven, die zur 2. Antenne verlaufen, und diese besitzen, wie wir gesehen haben, getrennte Austrittsstellen. Nach meiner Meinung und nach der Ansicht anderer Autoren hat CLAUS (13, Fig. 10) den Ursprung des Antennarius II major bei *Daphnia* zu weit hinten gezeichnet<sup>1)</sup>; aber es bleibt doch der Unterschied bestehen, daß die beiden Äeste (Antennarius II major und minor) bei den Daphniden von der Schlundkommissur und respektive vom subösophagealen Ganglion abgehen, während der entsprechende Nerv bei den höheren Crustaceen aus dem Gehirn entspringt. CLAUS weist darauf hin, daß der Nerv der 2. Antenne auch bei *Branchipus*, bei den Estheriden<sup>2)</sup> und bei den Copepoden von der Kommissur abgeht, und meint auch, einen ähnlichen Zustand unter den Naupliuslarven der letztgenannten zu finden. In einer Arbeit über die Naupliuslarven der Lepaden bespricht CHUN (9) das Nervensystem derselben, welches er nach einer horizontalen Schnittserie rekonstruiert hat. Der Befund ist hier ein vollständig analoger, da der Nerv zur 2. Antenne ebenfalls aus dem Schlundring austritt. Ich stimme also CLAUS darin zu, daß der Ursprung des Antennarius II von dem Schlund-

---

1) CLAUS bezeichnet im Anschluß an LEYDIG bei *Daphnia* die hinter der Schlundkommissur folgende Ganglienmasse, von welcher er die in Rede stehenden Nerven ausgehen läßt, als „untere Hirnportion“. Ich werde diesen Ausdruck nicht benutzen, da ich das hinter dem Oesophagus folgende Ganglion als subösophageales Ganglion bezeichne.

2) Hinsichtlich der Estheriden kommt die Beschreibung des Nervensystems von *Limnetis* bei GRUBE (23) und von *Limnadia* bei KLUNZINGER (26) in Betracht. In beiden Fällen entspringt der Antennarius II vom subösophagealen Ganglion.

ring primitiver ist als der Ursprung von Gehirn und daß wahrscheinlich der Austritt von dem subösophagealen Ganglion einen noch ursprünglicheren Zustand darstellt.

Was diese Frage anbetrifft, so ist der Zustand bei *Apus* sehr beachtenswert. In diesem Falle nimmt nicht nur der Nerv zur 2. Antenne, sondern auch derjenige zur 1. Antenne seinen Ursprung von dem Schlundring (Textfig. 4). Hierin glaubte LANKESTER (30, p. 369) einen Beweis dafür zu finden, daß die beiden Antennen ursprünglich postorale Anhänge gewesen seien<sup>1)</sup>. Infolgedessen glaubte er, hier bei *Apus* ein primitives Gehirn („Archicerebrum“) vor sich zu haben, im Gegensatz zu dem sekundären Gehirn („Syncerebrum“) der höheren Crustaceen, welches dem Archicerebrum plus den Ganglien der 1. und 2. Antennen entspricht. Durch die Untersuchungen PELSENEER's (42) hat sich aber ergeben, daß selbst bei *Apus* der Zustand nicht ganz so primitiv ist. PELSENEER hat gefunden, daß der Schlundring nicht als Ursprungsstelle des Antennarius I gelten darf, vielmehr, daß der betreffende Nerv aus einer bestimmten Zellengruppe in dem eigentlichen Gehirn entspringt und sich der Schlundkommissur anlegt, um bis zur Austrittsstelle in die 1. Antenne mit derselben zu verlaufen. Obgleich wir daher nicht mehr das Gehirn bei *Apus* als einfaches präorales Ganglion ohne Extremitätennerven betrachten können, wie es LANKESTER früher aufgefaßt hat, so haben wir doch einen relativ primitiven Zustand vor uns. Daß die zum Antennarius I gehörende Zellengruppe vom übrigen Gehirn noch so deutlich zu unterscheiden ist, scheint dafür zu sprechen, daß wir es mit einem sekundären Verhältnis zu thun haben, in dem Sinne, daß die Ganglien der 1. Antenne erst später mit dem Gehirn verschmolzen worden sind. Zu erwähnen ist, daß CLAVS in späteren Arbeiten (16, 17) der Ansicht LANKESTER's entgegengetreten ist, insofern als er die 1. Antenne nicht als einen ursprünglich postoralen Anhang betrachten will. Ich glaube, daß man an der Ansicht von LANKESTER dennoch festhalten kann; daß der Antennarius I bei *Apus* seinen Ursprung im Gehirn nimmt, scheint mir kein sicherer Beweis da-

1) LANKESTER nimmt Bezug auf die Anneliden, bei welchen vom Gehirn keine Nerven zu den segmentalen Anhängen ausgehen. Wenn wir uns der Hypothese anschließen, daß die Anneliden als Stammform der Crustaceen zu betrachten sind, so kann der Zustand bei *Apus* einigermaßen als Zwischenstufe zwischen den Anneliden und den Daphniden angesehen werden.

für, daß die 1. Antenne nie ein postoraler Anhang gewesen ist (vergl. PELSENEER, 42 p. 439, 440).

Für das allmählich stattfindende Vorwärtsrücken der Nerven der beiden Antennen lassen sich auch noch weitere Vergleiche anführen. Bei *Limnetis* (GRUBE, 23) tritt der Antennarius I an der Wurzel der Schlundkommissur aus dem Gehirn heraus. Bei *Branchipus* (CLAUS, 17) und *Simocephalus* liegt der Ausgangspunkt im Gehirn selbst, aber der in Frage kommende Gehirnabschnitt läßt sich mehr oder weniger deutlich von den übrigen Gehirnteilen unterscheiden. Der Antennarius II nimmt in diesen Fällen immer noch seinen Ursprung von dem Schlundring aus. Bei *Phronima* unter den Amphipoden (CLAUS, 15) haben wir ein weiteres Zwischenstadium, wo der Antennarius II aus der Schlundkommissur dicht hinter dem Gehirn heraustritt, d. h., wo die vollständige Verschmelzung wie bei den höheren Crustaceen noch nicht erreicht ist.

Wie diese Lageänderung der Ursprungsstelle der beiden Antennennerven entstanden ist, läßt sich nicht leicht sagen; sehr plausibel scheint mir die Hypothese, welche LANKESTER (29, p. 336) schon 1873 ausgesprochen hat. Er sagt: „Much more likely, it seems, is the explanation that the oral aperture shifts position, and that the ophthalmic segment alone in Arthropoda represents the prostomium, the antennary and antennular segments being aboriginally metastomial, and only prostomial by later adaptational shifting of the oral aperture.“

Eine Frage, über welche immer noch gestritten wird, betrifft die Ursprungsganglien des Antennarius II. Wo sind in Wirklichkeit die Ganglien der zweiten Antenne? Ich bin selbst genau derselben Ansicht, die CLAUS in verschiedenen Arbeiten (vergl. 17, p. 35) vertreten hat, nämlich daß diese Ganglien in den subösophagealen Ganglien plus den großen Zellen an der Ausgangsstelle des Antennarius II major und vielleicht anderen zerstreuten Ganglienzellen der Schlundkommissur zu sehen sind. Demnach ist die subösophageale Querkommissur die Kommissur zu den Ganglien der 2. Antenne, also diejenige welche die beiden Antennen in Korrelation bringt.

Bei den höheren Crustaceen kommt der Antennarius II durch die eben besprochene Verschiebung nach vorne mit den zugehörigen Ganglien in den Bereich des Gehirns, und dadurch wird das Mandibelganglion zum ersten Ganglion des Bauchmarks, was bei den höheren Krebsen überall zutrifft. Verschiedene Autoren haben

deshalb selbst bei den Cladoceren von dem Mandibelganglion als dem ersten Ganglion des Bauchstranges gesprochen.

**Das Bauchmark.** Das Bauchmark<sup>1)</sup> besteht aus den zwei schon erwähnten parallelen Nervensträngen, die durch eine Anzahl von Kommissuren miteinander verbunden sind und aus welchen die Nerven zu den verschiedenen Beinpaaren entspringen. Man kann ohne Schwierigkeit 9 größere Kommissuren erkennen, und dazu kommen noch 4 kleinere, die in dem dicksten Teil des Bauchmarks vorhanden sind und mit den größeren gerade abwechselnd stehen (Fig. 9). Diese kleineren Kommissuren sind außerordentlich fein und nur in gut gelungenen Querschnitten zu erkennen. An dem Plattenmodell (Fig. 11), welches nach Horizontalschnitten konstruiert ist, waren die kleinen Kommissuren nicht zu erkennen, weil sie wegen ihres bogenförmig aufwärts gehenden Verlaufs auf Horizontalschnitten nur sehr schwer zu sehen sind.

Hier möchte ich sogleich erwähnen, was schon SAMASSA deutlich hervorgehoben hat, daß von gut abgegrenzten Ganglien mit zugehörigen Nerven gar nicht die Rede sein kann. Der primitive Zustand, wie wir ihn bei den Branchiopoden und sogar noch bei *Sida* finden, hat sich bei unserer abweichenden und mehr specialisierten Form verloren. Es sind zwar gewöhnlich größere Anhäufungen von Ganglienzellen da vorhanden, wo die abgehenden Nerven heraustreten, doch besteht kein deutlicher Unterschied zwischen den Ganglien und den sie verbindenden Nervensträngen. Die Lage der Ganglien ist nur aus dem etwas reichlicheren Belag von Ganglienzellen, ferner aus der Lage der Querkommissuren und der abgehenden Nerven zu bestimmen. Zwischen den Ganglien sind die Nervenstränge ebenfalls mit Ganglienzellen belegt, hauptsächlich an der Außenseite; an der Innenseite (medialen Seite) liegen die Zellen nur spärlicher oder fehlen stellenweise gänzlich. — Am hinteren Teil des Nervensystems (vom Ganglion des 3. Fußpaares ab) liegen die Ganglien ziemlich weit voneinander getrennt, auch sind die verbindenden

---

1) Der Gebrauch des Wortes Bauchmark ist insofern nicht ganz feststehend, als manche Autoren das untere Schlundganglion noch nicht zum Bauchmark rechnen und das Mandibelganglion als erstes Ganglion des Bauchmarks ansehen. Ich werde als Bauchmark die ganze hinter dem Oesophagus folgende Kette, einschließlich des unteren Schlundganglions, bezeichnen (siehe p. 477).



Längsstränge feiner und enthalten nur mehr vereinzelte Ganglienzellen.

Bei unserer Beschreibung der einzelnen Ganglien und der davon abgehenden Nerven beginnen wir mit dem schon erwähnten „unteren Schlundganglion“ oder subösophagealen Ganglion. Außer dem kleineren Nerven zur 2. Antenne (Antennarius II minor), der von dem subösophagealen Ganglion aufwärts geht, beobachten wir einen noch stärkeren Nerven, der ebenfalls aus diesem Teil des Bauchmarks entspringt und abwärts nach der großen Oberlippe verläuft (Oberlippennerv der Autoren). Eine bedeutende ventrale Anhäufung von Ganglienzellen<sup>1)</sup> bezeichnet die Ausgangsstelle dieses Ners, der sich annähernd vertikal, aber etwas im Bogen nach vorn zu vor der Kaufläche der Mandibel über den Oesophagus hinüberzieht (Fig. 1). Diese beiden Ganglien des Oberlippennervs sind durch eine dicht oberhalb des Oesophagus verlaufende Querkommissur miteinander verbunden. Bei horizontalen wie bei transversalen Schnitten sind an dieser Stelle die 2 ziemlich eng übereinander liegenden Kommissuren deutlich zu beobachten, nämlich die letzterwähnte und die subösophageale Kommissur (Fig. 13). In der Oberlippe selbst bilden die genannten Nerven unterhalb des Oesophagus zwei Anschwellungen, die Oberlippenganglien, welche durch eine Querkommissur verbunden sind. In der Mitte dieser Kommissur finden wir eine verdickte und mit einigen großen Ganglienzellen versehene Stelle, die wir wohl auch als Ganglion betrachten müssen. Bei seiner Beschreibung von *Branchipus* zeichnet CLAUS (17) einen sehr ähnlichen Nervenring, der den Mund umgiebt, spricht aber von einem medianen großen Ganglion in der Oberlippe, welches wohl dem von mir letzterwähnten Ganglion entsprechen wird. Die seitlich gelegenen Oberlippenganglien, die SAMASSA beschreibt, und welche ich ebenfalls unterschieden habe, hat er nicht erwähnt. Nach SAMASSA sollen von hier aus Nerven ausstrahlen, um in den feinen Sinneshaaren an der Spitze der Oberlippe zu enden. Dies mag wohl der Fall sein, ich selber konnte aber die Nerven von den Ganglien aus nur wenig weiter verfolgen. In einer anderen Hinsicht sind die Angaben SAMASSA's weniger verständlich. Außer der Kommissur, welche die „retroösophagealen Ganglien“

---

1) Dies ist die Ganglionmasse, welche SAMASSA auf Fig. 31 als retroösophageales Ganglion angiebt und welche PELSENER (42) auf seiner Fig. 2 mit *RA* bezeichnet.

(Ganglien des Oberlippennervs) verbindet, beschreibt er nur eine, welche die Oberlippenganglien in Verbindung bringt. Er meint augenscheinlich, daß die Kommissur unten in der Oberlippe selbst liegt, weil er von „einem förmlichen Nervenring“ um den Mund herum spricht, welcher in der That wirklich vorhanden ist. Es läßt sich also daraus entnehmen, daß er die oberste von den 3 Kommissuren, die suböesophageale Kommissur, nicht gesehen hat.

Die Angaben von CLAUS über *Branchipus* (17) und PELSENEER über *Apus* (42) stimmen in dieser Hinsicht ziemlich gut untereinander und mit meinen Befunden überein. Die Art der Auffassung ist zwar nicht vollständig dieselbe, doch kann diese Verschiedenheit der Auffassung durch Unterschiede der untersuchten Tierarten bedingt sein. Der von CLAUS abgebildete *Branchipus*-Querschnitt (Taf. VI, Fig. 3) zeigt einen sehr ähnlichen Zustand wie das von mir gegebene Bild (Fig. 13). Er beschreibt aber ein einzelnes größeres Ganglion, das er als Ganglion der 2. Antenne auffaßt und zu welchem die beiden oberen Querkommissuren gehören sollen. Er will hierin einen Beweis dafür sehen, daß die Ganglien der 2. Antenne ebenso wie die folgenden Ganglienpaare der Bauchkette eine doppelte Querverbindung besitzen. Dem muß jedoch entgegengehalten werden, daß wir es hier mit einem vertikalen Uebereinanderliegen zweier Kommissuren zu thun haben, während alle übrigen Kommissuren in horizontalem Niveau aufeinander folgen.

Der Zustand bei *Apus*, wie er von PELSENEER (42) geschildert wird, ist wieder ein wenig anders. Von einem deutlich getrennten größeren Ganglion (ganglion of the stomatogastric nerve) verläuft nach unten ein Nerv (stomatogastric), der einen Ring um den Mund herum bildet. Der „stomatogastric nerve“ entspricht dem Oberlippennerven des *Simocephalus*. Die 2 Querkommissuren, die oberhalb des Oesophagus liegen, scheinen hier eine besonders enge Beziehung zu dem „ganglion of the stomatogastric nerve“ (Ganglion des Oberlippennervs) zu besitzen, denn PELSENEER rechnet sie sogar beide dazu (vergl. seine Fig. 2); er meint nämlich, daß bei dem rudimentären Zustande der 2. Antenne eine den Ganglien der 2. Antenne zugehörige Kommissur nicht vorhanden sei. Ueber einen anderen Punkt, der hier in Betracht kommt, äußert er sich sehr deutlich. Er sagt nämlich, daß das Ganglion der 2. Antenne wohl mit zu den Ganglien des Bauchstranges zu rechnen sei, nicht aber das Ganglion des Oberlippennervs, welches vielmehr als adventives Ganglion an der Ausgangs-

stelle des Nerven zur Oberlippe betrachtet werden müsse. Ich selber bin geneigt, diese Ansicht für richtig zu halten, da speciell bei der seitlichen Ansicht des Plattenmodells (Fig. 10) das Ganglion und die Kommissur des Oberlippennervs sehr deutlich unterhalb des Hauptverlaufs der Bauchganglienketten zu liegen scheinen. Es besteht demnach zwischen den Befunden von PELSENER bei *Apus* und den meinigen bei *Simocephalus* eine weitgehende Uebereinstimmung, welche nur durch die differente Auffassung der Kommissuren verdunkelt ist.

Von dem zweiten Ganglion der Bauchkette, dem Mandibelganglion, entspringt ein Nerv zur Mandibel, der seitlich etwas aufwärts und rückwärts an die im Innern des Obertheiles der Mandibel gelegenen Muskeln geht. Dies läßt sich wohl mit der Angabe von SAMASSA in Einklang bringen, nicht aber meine Beobachtungen betreffs der Nerven zur Maxille. Er sagt nämlich, von dem Mandibelganglion sprechend: „Der Nerv zur Mandibel tritt seitlich aus, der Nerv zur Maxille unter demselben, aber vorn.“ Ich finde aber die zu den Maxillen gehenden Nerven mehrere Schnitte hinter den Mandibelganglien und deren Kommissur. Die Nerven liegen im Bereich der folgenden Kommissur und ziehen nach unten hin, wo sie sich an die Muskeln der Maxillen anlegen. Anfangs wollte ich die Auffassung SAMASSA's annehmen, bis ich mich bei genauerer Durchmusterung verschiedener Querschnittserien überzeigte, daß die Nerven zu den Mandibeln und Maxillen ziemlich weit voneinander getrennt aus dem Bauchmark heraustreten<sup>1)</sup>. In Querschnittserien ist es auch auffallend, daß wir im Bereich der Mandibelganglien nichts von den Maxillen zu sehen bekommen, welche erst weiter zurück nach dem Verschwinden der Mandibeln zu finden sind.

Die Maxille von *Simocephalus* ist meines Wissens noch nicht abgebildet worden, und gebe ich daher in Fig. 3 ein Ueber-

1) Man sieht die Entfernung an dem Schema Fig. 9. Zwischen der Mandibelkommissur und der nächstfolgenden, von deren Ganglien die Nerven an die Maxillenmuskeln ausgehen, fand ich durchschnittlich etwa 8 Schnitte. Das Schema ist in 200-facher Vergrößerung hergestellt; die Schnitte, welche 5  $\mu$  dick sind, entsprechen also jeweils 1 mm.

Auch das Gesamtbild Fig. 1 wurde (um eine Vereinigung mit dem von dem Plattenmodell gewonnenen Bild zu erleichtern) 200mal vergrößert gezeichnet, und es läßt sich darauf leicht erkennen, daß ein Nerv, der von dem Mandibelganglion bis in die Maxille hineinreichte, einen ganz abnorm langen Verlauf besitzen müßte.



sichtsbild derselben; sie zeigt 3 große Haare oder Borsten, welche medianwärts und nach vorn gerichtet sind und deren Spitzen gerade über den Kauflächen der Mandibeln liegen. Distalwärts folgt auf diese 3 Borsten noch ein kleiner Lappen, welcher mit kleinen steifen Haaren am Rand besetzt ist. Der Querschnitt Fig. 25 geht durch die zweite Borste der Maxille; er zeigt außerdem die Maxillenganglien und die zugehörige Kommissur sowie die abgehenden Nerven zur Maxille.

Mein Befund hinsichtlich der Maxillennerven steht zwar, wie gesagt, mit der Angabe von SAMASSA in Widerspruch, ist aber mit den Beobachtungen von CLAUS (14, p. 143 und Anmerkung) bei *Daphnia* in völliger Uebereinstimmung. CLAUS scheint zuerst geglaubt zu haben, daß ein einziges Ganglion sowohl Mandibel als Maxille innerviere; später aber kam er zu der Ueberzeugung, daß die beiden Nerven von getrennten Ganglien heraustreten, indem „auf das Mandibularganglion ein mit dem Ganglion des vorderen Beinpaares fast verschmolzenes Maxillarganglion folgt“.

Einige Bemerkungen, die CLAUS in einer späteren Arbeit über *Branchipus* (17) gemacht hat, lassen sich auch mit dem vorliegenden Befund in Beziehung setzen. Bei *Branchipus* haben wir nämlich deutlich getrennte Ganglienpaare für die Mandibeln und für 2 Paar Maxillen, und CLAUS spricht davon, daß bei den Maxillenganglien immer 2 Querkommissuren vorhanden sind, während die Mandibelkommissur auf eine einfache stärkere Querbrücke reduziert ist. Im allgemeinen sind, wie wir sehen werden, doppelte Querkommissuren die Regel. Ich glaube deshalb (obgleich es nicht mit Sicherheit festzustellen ist), daß bei *Simocephalus* die kleine Querkommissur, welche der oben erwähnten Maxillenkommissur so dicht folgt (Fig. 9), auch mit zu den Maxillenganglien gehört. Wir können also, wie bei *Branchipus*, ein durch 2 Querkommissuren verbundenes Maxillenganglienpaar annehmen, während die Mandibelganglien durch eine einzelne Kommissur verbunden sind. Was dann die 3. Querkommissur betrifft, welche den beiden Kommissuren der Maxillenganglien direkt folgt, ist es wohl denkbar, daß sie zu einer rudimentär gewordenen und verschwundenen 2. Maxille gehörte. Es scheint mir, daß in den Kommissuren eher primitivere Verhältnisse sich erhalten können als in den Ganglien und in den Nerven; denn die Ganglien sind überhaupt nur sehr unvollkommen gesondert, und die Nerven müssen sich mit allen Veränderungen der Muskeln und der Gliedmaßen ebenfalls verändern.



Man sieht an der Figur, daß die letzterwähnten 3 Kommissuren sehr nahe beisammenliegen und die Ganglien sich nicht gegeneinander abgrenzen lassen. Auch die nächstfolgenden Ganglien, welche die größten der ganzen Kette sind, sind nahe zusammengedrückt, sozusagen nach vorn zusammengedrängt. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß die Ansatzstellen der 4 ersten Beinpaare ziemlich weit vorn liegen und auch ein Teil der Muskeln, insbesondere die Abductoren des 3. und 4. Beinpaares, von vorn oben nach hinten unten ziehen. Man bemerkt von dem Maxillenganglion an eine auffällige Verdickung der Nervenstränge, welche im Bereich des Ursprungs der Nerven der ersten 3 Beinpaare am stärksten wird, während von hier an der Bauchstrang sich allmählich verdünnt, immer weniger Ganglienzellen aufweist und zuletzt auf einer langen Strecke deren fast ganz entbehrt (Fig. 9).

Im Bereich des Ursprungs der Nerven der ersten 3 Beinpaare finden wir 6 Kommissuren, abwechselnd starke und schwache. Ich glaube, daß jedem Ganglion eine starke und eine schwache Kommissur zugehört, wie das auch aus vergleichenden Gründen wahrscheinlich ist (vergl. p. 485). Ich rechne also dem Ganglion des 1. Beinpaares die dünne Kommissur zu, welche den früher besprochenen Kommissuren folgt, und die in etwas größerem Abstände folgende starke Kommissur. Ähnlich verhält es sich in dem nächsten Segment, indem eine dünne und eine starke Querkommissur vorhanden ist. Dann folgt nochmals eine schwache und eine starke Querkommissur, und die letztere bezeichnet das Ende der erwähnten Verdickung der Nervenstränge (Fig. 9 der Tafel XXV und Textfigur 2).

Es ist etwas schwierig, die Nerven der einzelnen Beinpaare zu bestimmen, da wohl mehrere Nerven jederseits zu jedem Beinpaar gehören, auf alle Fälle zu den vorderen. SAMASSA unterscheidet bei jedem Beinpaar jederseits 4 Nerven, einen seitlichen, einen oberen, einen mittleren und einen unteren. Er erkannte diese Anordnung deutlich bei *Sida*, bei welcher Form aber die einzelnen Ganglien nicht verschmolzen, sondern deutlich getrennt sind. Für *Simocephalus* beschreibt und zeichnet er den oberen, den mittleren und den seitlichen Nerven, den unteren konnte er nicht wahrnehmen. Ohne den Angaben von SAMASSA widersprechen zu wollen, kann ich nur bemerken, daß ich diese regelmäßige Anordnung nicht erkennen konnte. Nur so viel kann ich mit Sicherheit angeben, daß der stärkste Nerv jedes Bein-

paares unmittelbar vor der starken Kommissur des betreffenden Kommissurenpaares abgeht.

Nach der letzterwähnten starken Querkommissur verdünnen sich die Nervenstränge ziemlich beträchtlich, während der Belag von Ganglienzellen viel spärlicher wird. Eine dünne Querkommissur ist bald wahrzunehmen, und dann folgt eine starke Querkommissur, die in der That die allerletzte ist. Wie die Textfig. 2 zeigt, ist diese starke Querkommissur von den vorhergehenden bedeutend weiter getrennt, als die vorhergehenden Kommissuren voneinander entfernt sind. Die angeschwollenen Teile, welche durch diese Kommissur in Verbindung gebracht werden, sind die Ganglien des vierten Beinpaares und schicken Nerven in das letztere hinein. — Weiterhin findet man noch einen langen, dünnen Teil, welcher fast vollständig frei von Ganglienzellen ist, und noch eine deutliche Anschwellung, an welcher auch wieder Ganglienzellen liegen. Diese bildet den Abgangspunkt für die Nerven zum fünften Beinpaar. Von diesem letzten Ganglionpaar aus lassen sich die dünnen Stränge noch eine lange Strecke weit verfolgen, zeigen aber keine Ganglienzellen mehr. Aus den Ganglien der letzten Beinpaare sollen nach CLAUS (13, p. 379) dünne Nerven zu den Schwanzborsten entspringen. Diese Sinnesborsten besitzen je eine kleine Gruppe von Sinneszellen, aber den Zusammenhang mit der Bauchganglienkette, welcher zweifellos existiert, konnte ich nicht sehen.

**Vergleichender Teil.** Es bleibt uns noch übrig, das Nervensystem des *Simocephalus* (Textfig. 2 mit demjenigen der anderen Phyllopoden<sup>1)</sup>) zu vergleichen.

Was die übrigen Cladoceren betrifft, so liegen über das Nervensystem derselben folgende Angaben vor.

LEYDIG giebt in seinem großen Werk (p. 33) an, daß er von dem Bauchmark, dessen Existenz er vermutet, nichts habe sehen können. Genau beschrieb er das Gehirn mit dem Ganglion opticum und den zugehörigen Nerven, jedoch war von histologischen Feinheiten damals nicht viel zu erkennen.

KLUNZINGER (27) ist der erste, der das schwer zugängliche Bauchmark einer *Daphnia* beschrieben hat. Bei *Daphnia longispina* ist es ihm gelungen, das Bauchmark teilweise herauszupräparieren, und seine Abbildung ist nebenstehend wiedergegeben

1) Da die Autoren die Bezeichnung *Phyllopoda* in verschiedener Weise angewendet haben, so erwähne ich, daß ich mich an die Einteilung von CLAUS anschließe, bei welcher wir die *Phyllopoda* als Hauptgruppe (Ordnung) mit den Unterabteilungen *Branchiopoda* und *Cladocera* finden.

(Textfig. 3). In seiner Beschreibung spricht er von den „nur schwach angedeuteten gangliösen Anschwellungen“, was auch für *Simocephalus* zutrifft, wie ich noch einmal betonen möchte. Außerdem hat er denjenigen Teil der Ganglienkette, von welchem die Nerven zu den Beinpaaren abgehen, in der Weise abgebildet, daß seine Figur, was die Länge und die Lage der Ganglien betrifft, sehr gut auf das von mir beobachtete Bild sich zurückführen läßt. Zu bemerken ist, daß bei jedem Ganglion 2 Querkommissuren vorhanden sein sollen, was bei *Simocephalus* auch der Fall ist, wenn man jeweils eine große und eine dünne Kommissur zu einem Ganglion rechnet. Bei *Simocephalus* habe ich keine Verbindung im Gebiet des 5. Beinpaares gefunden, wogegen KLUNZINGER bei *Daphnia* eine doppelte Kommissur auch an dieser Stelle gezeichnet hat.

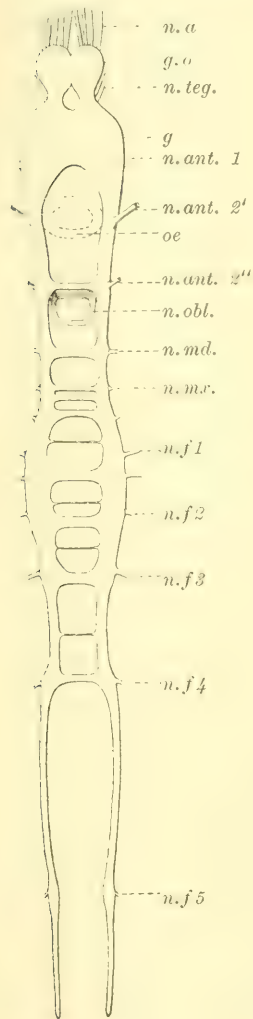


Fig. 2.

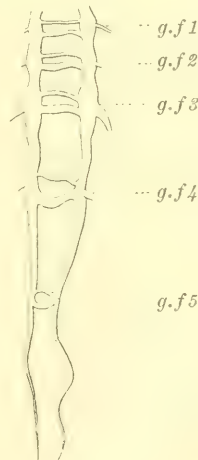


Fig. 3.

Fig. 2. Schema des Nervensystems von *Simocephalus sima*. Vergr. 132. Die Erklärung der Buchstaben ist auf p. 518 gegeben.

Fig. 3. Bauchmark von *Daphnia longispina* (nach KLUNZINGER).

Später ist CLAUS (13) an die Frage bei *Daphnia* (*D. similis*) herangetreten, aber ohne sehr viel mehr darüber sagen zu können. Er will verschiedene ungewöhnliche Gebilde in dem Gehirn und Ganglion opticum gesehen haben, berichtigt aber diese Ansichten in einer späteren Arbeit (17). Auf die schon besprochene

Frage der Lage des Antennarius II kommt er hier auch zu sprechen (vergl. p. 475). Bei *Moina* hat er dicht unter den Mandibeln ein Ganglion erkennen wollen, durch welches die Muskeln der Mandibeln und Maxillen innerviert werden. Im darauffolgenden Jahr aber, in einer Arbeit über die Polyphemiden (14), korrigierte er diese Angabe insofern, als er bei *Daphnia* auch für die Maxille ein gesondertes Ganglion fand. Mit meinem Befund bei *Simocephalus* würde diese letztere Angabe besser übereinstimmen.

Im gleichen Jahre (1877) erschien auch eine Abhandlung von SPANGENBERG (51) über das Centralnervensystem von *Daphnia magna* und *Moina rectirostris*, welche leider aller Abbildungen entbehrt. SPANGENBERG vertrat die Ansicht, daß die sub-ösophageale Kommissur in Beziehung zum Ganglion der 2. Antenne steht, was ich auch für wahr halte. Er beschreibt außerdem ein Maxillenganglion als selbständiges Ganglion, welches durch eine eigene Kommissur mit dem der anderen Seite verbunden ist. Dies trifft gerade mit dem zusammen, was ich selber gefunden habe. Durchweg findet er auch die Ganglien des Bauchmarks durch 2 Querkommissuren miteinander verbunden.

Bis 1891 ist über die Daphniden im engeren Sinne nichts Weiteres geschrieben worden; dann haben wir aber die oft genannte Arbeit von SAMASSA (46), welche die Verhältnisse nach Schnittserien mit größerer Genauigkeit klarlegte. Von seinen Angaben brauche ich die Details nicht noch einmal durchzunehmen. Zu betonen ist, daß er nicht ein gesondertes Ganglion für die Maxillennerven gefunden hat und daß er sich sehr deutlich gegen das angegebene Vorhandensein der doppelten Querkommissuren der Bauchganglien ausspricht. Es mag hier gelegentlich bemerkt werden, daß SAMASSA ebenfalls eine zusammenfassende Besprechung der Litteratur gegeben hat.

Von den anderen Cladoceren haben wir mancherlei Beschreibungen des Nervensystems in Vergleich zu ziehen.

CLAUS verdanken wir die allererste Schilderung des Bauchmarks einer Cladocere, und zwar der *Evadne mediterranea* (10), wo die Verhältnisse wegen der relativen Durchsichtigkeit weniger schwierig zu erkennen sind als bei *Daphnia* oder *Simocephalus*. Auf die Verhältnisse des Nervensystems bei diesen spezialisierten Formen kommen wir später noch einmal zu sprechen, da CLAUS diese in seiner Polyphemidenarbeit (14) ausführlicher behandelt hat.

Was *Sida* anbetrifft, so hat zuerst SARS (47) von der Bauchganglienketten gesprochen und außerdem einen kurzen Teil davon abgebildet. Aus seiner Beschreibung ist nicht zu ersehen, ob er eine einfache oder eine doppelte Querkommissur gefunden hat. Nach seiner Figur könnte man sie wohl für eine doppelte Kommissur halten, oder auch für eine einfache, wie sie SAMASSA (l. c., p. 130) aufgetaßt hat. SAMASSA (p. 101) hat ebenfalls den Bau des Nervensystems bei *Sida* behandelt; wie zu erwarten war, schließt sich der Bau ziemlich eng an den von *Simocephalus* an. Gehirn,



Ganglion opticum und zusammengesetztes Auge sind hier näher zusammengerückt als bei *Daphnia* oder *Simocephalus*. Aus dem hinteren Teil des Gehirns treten ebenfalls die Nerven an die Riechantennen, während die 2 Nerven zur Ruderantenne in der Schlundkommissur dicht hinter dem Gehirn ihre Austrittsstellen haben. SAMASSA meinte allerdings, daß die zugehörige Querkommissur schon im Gehirn läge, was mit meiner Annahme betreffs *Simocephalus* nicht übereinstimmt. In dem Bauchmark findet SAMASSA außer dem Mandibelganglion ein getrenntes Maxillenganglion, welches aber keine Querverbindung besitzt. Die Ganglien des Bauchstranges sind durch ventrale Anschwellungen ziemlich deutlich als solche zu unterscheiden und sind mittelst einfacher Querkommissuren mit den entsprechenden Ganglien der anderen Seite verbunden. Die angegebenen einfachen Querverbindungen lassen sich weder mit meinen Befunden bei *Simocephalus* noch mit denjenigen anderer Beobachter bei *Daphnia* vereinigen.

Das Nervensystem bei *Leptodora* ist 1867 von P. E. MÜLLER (41) einigermaßen klargelegt worden, aber die Verhältnisse wurden später durch WEISMANN (54) genauer und richtiger dargestellt. SAMASSA (p. 124) ist auch an die Frage herangereten, indem er mit Hilfe seiner Schnittserien noch einige unsichere Punkte aufgeklärt hat. Was dem Beobachter bei *Leptodora* sofort auffällt, ist die große Entfernung des eigentlichen Bauchmarks vom Gehirn und die dementsprechende Länge der Schlundkommissur. Das Ganglion opticum läßt weniger deutlich als bei *Simocephalus* seine paarige Natur erkennen und ist an dem Gehirn selbst angeschmolzen, während das zusammengesetzte Auge gleichfalls direkt auf dem Ganglion opticum aufsitzt ohne Vermittelung durch die Augennerven. Die Nerven zu den 1. Antennen treten wie bei anderen Cladoceren unten aus dem Gehirn heraus, die zu den 2. Antennen aus einem ansehnlichen „unteren Schlundganglion“, das anscheinend aus dem Ganglion der 2. Antenne, dem Mandibelganglion und dem Ganglion des Oberlippennervs zusammengesetzt ist. Der Bau des Bauchmarks ist ebenfalls höchst charakteristisch. Außer den erwähnten Ganglien haben wir in der Gegend der Beinpaare eine breite Platte, an welcher überhaupt keine Trennung der Ganglien und selbst nichts von der Trennungslinie zwischen den beiden Seiten zu sehen ist. Von dieser zusammengeschmolzenen Masse treten jederseits 5 Nerven heraus. Der letzte Nerv verzweigt sich und schickt je einen Nerven in das 5. und 6. Bein; ein dritten Zweig verläuft noch weiter in das Abdomen. Die anderen 4 Nerven ziehen direkt in die ersten 4 Beine hinein. Die ursprünglich bilaterale Zusammensetzung dieser Ganglienplatte ist in den Schnitten noch deutlich zu erkennen. Der früheren Annahme von WEISMANN, daß wir in *Leptodora* eine Urdaphnide zu sehen hätten, ist von mehreren Autoren widersprochen worden, und nach dem, was von dem Nervensystem dieser Form angegeben wird, scheint es auch sehr unwahrscheinlich, daß dasselbe ursprüngliche Verhältnisse zeigt. Im Vergleich mit dem Bau des Centralnervensystems bei *Simo-*

cephalus und bei *Sida* erscheint dasselbe bei *Leptodora* auffallend spezialisiert.

Eine eingehendere Besprechung des Nervensystems bei den Polyphemiden (14) ist von CLAUS 1877 gegeben worden. Bei diesen ebenfalls abweichenden und spezialisierten Formen finden wir eine ähnliche interessante Abänderung des Centralnervensystems, das relativ kurz, dick und zusammengeschmolzen geworden ist. Gehirn und Ganglion opticum sind groß und mit dem Bauchmark durch lange Kommissuren verbunden. Der schlundumfassende Teil der Kommissuren ist sehr breit in der dorsoventralen Dimension, während nach dem subösophagealen Ganglion ein dünnerer Teil folgt, der bis zum Maxillenganglion reicht. In dieser Hinsicht können wir also einen direkten Vergleich mit *Simocephalus* ziehen. Die Nerven zu den beiden Antennen treten an den gewöhnlichen Stellen respektive aus dem Gehirn und den Schlundkommissuren heraus. Wir haben ferner bei den Maxillenganglien eine einzelne Querkommissur, bei den ersten 2 Beinpaaren aber 2 Querbrücken wie bei *Simocephalus* und *Daphnia*. Der Verlust einiger Querkommissuren könnte wohl mit der bedeutenden Konzentration des Nervensystems zusammenhängen. Die vorstehende Beschreibung bezieht sich speciell auf *Bythotrephes*<sup>1)</sup>, doch ist der Bau des Nervensystems bei *Evadne* und bei *Polyphemus* nahezu derselbe.

Hinsichtlich der Branchiopoden liegen mehrere Beschreibungen des ganzen Nervensystems vor. Aus dem Jahre 1841 haben wir eine für die damalige Zeit bewunderungswürdige exakte Darstellung des Nervensystems bei *Apus cancriformis* von E. G. ZADDACH (58). Die Einzelheiten sind größtenteils richtig wenn auch nur wenig übersichtlich angegeben, weshalb vielleicht die Arbeit weniger berücksichtigt worden ist, als dies hätte geschehen sollen. Von LANKESTER (30) wurden die Abbildungen ZADDACH's kombiniert, und ich gebe hiermit im Text (Fig. 4) das so gewonnene Schema des vorderen Teiles des Nervensystems zum Vergleich. Die Verhältnisse bei *Apus* sind schon oben (p. 476 u. 480) in Betracht gezogen und diskutiert worden, doch möchte ich einiges rekapitulieren. Aus dem nahezu quadratischen Gehirn entspringen die Nerven zu den Ganglien der beiden zusammengesetzten Augen. Weiter zurück aus der Schlundkommissur tritt der Nerv zur 1. Antenne heraus, doch hat der Nerv, wie PELSENER (42) gezeigt hat, trotz seiner abweichenden Lage, in Wirklichkeit seine Wurzel im Gehirn (Textfig. 4 *n. ant. 1*). Der Antennarius II, hier aus einem einzelnen Nerv bestehend, nimmt seinen Ursprung aus dem subösophagealen Ganglion; an dieser Stelle verläuft nach unten der Oberlippennerv,

---

1) Das Nervensystem von *Bythotrephes* ist außer von CLAUS auch von SAMASSA beschrieben worden; SAMASSA weicht insofern von CLAUS ab, als er überhaupt nur 4 Querkommissuren in der Gegend der Beinpaare findet.

welcher von dem ansehnlichen Oberlippenganglion entspringt. Abgesehen davon, daß der Antennarius I eine andere Austrittsstelle besitzt, haben wir also eine große Konformität mit dem Bau des Nervensystems, wie wir ihn bei den ursprünglicheren Arten der Daphniden (*Sida*, *Daphnia*, *Simocephalus*) kennen gelernt haben. Was den übrigen Teil des Bauchmarks betrifft, so ist er durch große Einförmigkeit charakterisiert. Die beiden Nervenketten liegen hier in geringem Abstand voneinander und vereinigen sich hinten in der Mittellinie vollständig. Zu jedem Ganglionpaar gehören 2 Querkommisuren von ungefähr gleicher Dicke. Unmittelbar hinter den subösophagealen Ganglien folgen diejenigen der Mandibeln und der 1. Maxillen. Zu den 2. Maxillen gehen kleine Nerven, die zwischen den Maxillenganglien und den Ganglien des 1. Beinpaares ihre Austrittsstellen besitzen (Fig. 4 *n.mx'*). Aus den vorderen Ganglien treten seitlich mehrere Nerven in die Extremitäten hinein, doch nach hinten zu vermindert sich ihre Zahl.

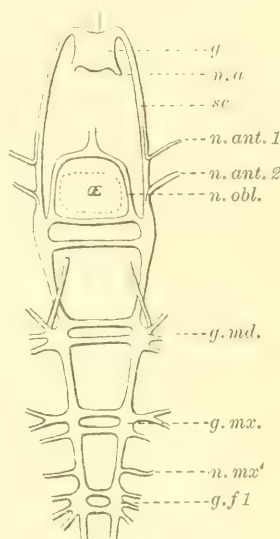


Fig. 4. Schema des vorderen Teiles des Nervensystems von *Apus* (nach ZADDACH und LANKESTER, etwas modifiziert). Die Erklärung der Buchstaben ist p. 518 gegeben.

Unsere Kenntnis des Baues des Nervensystems bei *Branchipus* verdanken wir hauptsächlich CLAUß, der in zwei Arbeiten (11, 17) hierüber gesprochen hat. Schon früher hat LEYDIG (32) das Nervensystem bei dieser Form einigermaßen beschrieben; seine Angaben stützten sich aber nur auf Untersuchungen durchsichtiger ausgewachsener Exemplare. Die Verhältnisse hier sind ebenfalls in dem beschreibenden Abschnitt schon teilweise berücksichtigt worden (p. 480, 482) und zeigen im wesentlichen nur das Gleiche. Aus dem Gehirn treten die Nerven in die großen Stilaugen (die zusammengesetzten Augen) und in die 1. Antennen hinein. Das Medianauge ist sehr gut entwickelt und sitzt auf 3 kurzen aus dem Gehirn entspringenden Nerven, während der Tegumentarius antero-ventral aus dem Gehirn herauskommt. Der Antennarius II hat seinen Ausgangspunkt in der Schlundkommissur, und die subösophagealen Ganglien mit dem Mundring und den zugehörigen Gebilden sind im Vergleich zu den anderen Formen nur sehr wenig abgeändert. Die Mandibeln und die 1. und 2. Maxillen besitzen deutlich gesonderte Ganglien. Weiter zurück folgen die 11 Ganglienpaare der beintragenden Segmente, doch ist auch ein Näherrücken der beiden Nervenstränge im hinteren Teil des Körpers zu bemerken, obgleich eine Verschmelzung nicht stattfindet. Aus den in zwei Abschnitte eingeschnürten Ganglien der Bauchkette treten jeweils



2 Seitennerven heraus. Die Ganglien der Beinpaare besitzen durchweg doppelte Querkommissuren.

Das Nervensystem bei *Artemia*, von LEYDIG (32) und CLAUS (17) gleichfalls mit *Branchipus* zusammen berücksichtigt, schließt sich innigst an das Nervensystem der letzterwähnten Form an.

Von GRUBE (23) haben wir eine Darstellung des Nervensystems bei *Limnetis*, die, obgleich nur unvollkommen, die Aehnlichkeit des Baues mit demjenigen der verwandten Formen erkennen läßt. Das Zusammenschmelzen der beiden großen zusammengesetzten Augen in der Mittellinie hat hier erst begonnen, die beiden Augen bleiben noch deutlich unterscheidbar, und die Augenganglien sind vollständig getrennt. Der Antennarius I tritt aus dem posteroventralen Winkel des Gehirns heraus, und der Antennarius II besteht aus 2 Nerven, welche die gleiche Lage besitzen wie die bei *Simocephalus*. Von den Querkommissuren sagt GRUBE (p. 117): „An einigen vorderen Segmenten schien mir die Kommissur einfach, an den hinteren aber bestand sie deutlich aus 2 voneinander getrennten Strängen.“

An *Limnetis* schließen sich ebenfalls die Verhältnisse bei *Limnadia* an, welche von KLUNZINGER (26)<sup>1)</sup> und von SPANGENBERG (52) besprochen wurden. Hier sind noch deutlich 2 zusammengesetzte Augen erkennbar, die nur in der Mittellinie teilweise

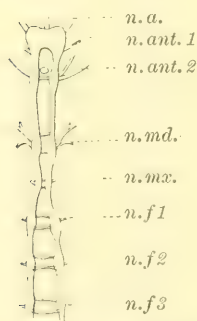


Fig. 5. Gehirn und Bauchmark von *Limnadia* (nach KLUNZINGER).

mit einander verschmolzen sind, und damit zusammenhängend finden wir noch getrennte Augenganglien. Der Nerv zur 1. Antenne entspringt aus dem Gehirn, derjenige zur 2. Antenne aus dem 1. Ganglienpaar hinter dem Schlund. Von diesen Ganglien aus gehen auch nach unten zu die 2 großen abgeplatteten Nerven zur Oberlippe. Die 2 folgenden Ganglienpaare schicken Nerven resp. zu den Mandibeln und zu den Maxillen. Ich gebe nebenstehend (Textfig. 5) das Bild des vorderen Abschnittes des Nervensystems nach KLUNZINGER. Hinsichtlich der Zahl und der Natur der Querkommissuren giebt KLUNZINGER an, daß von dem Mandibulganglion an in jedem Segment 2 vorhanden sind, eine vordere schwächere und eine hintere stärkere.

Dies würde natürlich mit meinem Befund bei *Simocephalus* sehr gut übereinstimmen, abgesehen von der angegebenen Zweizahl der Kommissuren zu den Mandibulganglien. Aber SPANGENBERG hält die vordere Querverbindung im Bereich des Mandibulganglions (welche sogar in der Abbildung unnatürlich weit vorn zu liegen scheint) für die 2. Kommissur des subösophagealen

1) Bei GROBBEN (22, p. 55 Anmerkung) finde ich eine Bemerkung, daß die von KLUNZINGER als *Limnadia gubernator* bezeichnete Form in Wirklichkeit der Gattung *Estheria* angehöre.



Ganglions. Die Mandibelganglien hätten demnach nur eine einzige breite Kommissur, was SPANGENBERG auch ausdrücklich sagt.

Wenn wir den Bau des Nervensystems bei der ganzen Gruppe der Phyllopoden überblicken, so können wir darin deutlich eine ziemlich vollständige phylogenetische Reihenfolge erkennen. Bei *Branchipus* und *Apus* haben wir getrennte Augen mit getrennten Augenganglien und eine sehr lang ausgezogene, regelmäßig gebaute Bauchganglienkette. Die Ganglien sind deutlich getrennte Anschwellungen, größtenteils durch 2 Querkommissuren miteinander verbunden. *Limnadia* und *Limnetis* (ebenso *Estheria*) zeigen insofern eine weitere Entwicklungsstufe, als die 2 zusammengesetzten Augen partiell miteinander verschmolzen sind, obgleich die Augenganglien sich noch nicht berühren. Das Bauchmark ist bedeutend kürzer, die Ganglien sind nur schwache Anschwellungen, und die Querkommissuren sind ungleichartig (dünner und dicker). Bei *Sida*, die wir wohl als die primitivste Cladocere betrachten können, sind schon die Augen und die Augenganglien median ziemlich weit verschmolzen. Das Nervensystem ist nochmals verkürzt und so modifiziert, daß die Ganglien der Bauchkette hauptsächlich durch ventrale Anschwellungen zu unterscheiden sind. Die Verhältnisse bei *Daphnia* und bei *Simocephalus* weichen hiervon nur wenig ab. Bei *Simocephalus* ist, wie wiederholt gesagt, von Ganglien gar nicht zu sprechen. Die Ganglien lassen sich allein durch das Vorhandensein der Querkommissuren (welche auch hier doppelt sind) und die seitlich heraustretenden Extremitätennerven bestimmen. Der Bau des Nervensystems bei den Polyphemiden und endlich bei *Leptodora* ist ganz ersichtlich derjenige von höchst spezialisierten und abweichenden Formen. Zusammengesetztes Auge, Ganglion opticum und Gehirn sind dicht zusammengedrängt und verschmolzen, während das Bauchmark stark verkürzt und mehr oder weniger zu einer einheitlichen Masse geworden ist. Die beiden Antennennerven haben ihre gewohnten Ausgangspunkte beibehalten trotz der abnorm verlängerten Schlundkommissuren (z. B. bei *Leptodora*).

Wir können also im allgemeinen eine große Uebereinstimmung im Centralnervensystem der ganzen Gruppe der Phyllopoden erkennen, besonders wenn wir die Befunde in einer Reihe betrachten. In der phylogenetischen Entwicklung stellen *Branchipus* und *Apus* offenbar die ursprünglichsten Formen dar, und davon leiten

sich Formen wie *Estheria* und *Limnadia* ab, welche dann zu den Cladoceren einerseits und zu den Ostracoden andererseits hinüberführen <sup>1)</sup>). Unter den Cladoceren scheint *Sida* den Estheriden noch am nächsten zu sein, wenigstens besteht, wie oben gezeigt wurde, im Bau des Nervensystems die relativ größte Aehnlichkeit. Von *Sida* ist kein weiter Schritt zu *Daphnia* und *Simocephalus* und diese Formen vermitteln den Uebergang zu den höchst abweichenden Polyphemiden (*Bythotrephes*, *Polyphemus* und *Leptodora*).

### Sinnesorgane.

**Das zusammengesetzte Auge.** Das große Auge der Cladoceren — das sogenannte zusammengesetzte Auge — stellt immer ein höchst auffallendes Organ dar, weshalb die Tiere von einigen älteren Autoren den Namen *Monoculus* beigelegt bekamen. Die Bewegungen des Auges werden jederseits durch 3 Muskeln bewirkt. Letztere laufen nach einem Punkt hin zusammen und setzen sich oberhalb des Auges an die Schale an. Das Auge hat bei *Simocephalus* eine auffallende Beweglichkeit und wird zuweilen in einer Art zitternder Bewegung angetroffen, obgleich, meiner Ansicht nach, diese Eigentümlichkeit noch charakteristischer für die gewöhnlichen *Daphnia*-Arten ist. Das Auge besteht im wesentlichen aus einer Anzahl von Krystallkegeln, welche alle mit der Spitze nach innen gewendet sind, und aus den Retinulae, welche von den percipierenden Zellen gebildet werden. Dieser Bau ist schon von CARRIÈRE (8) in seinem wichtigen Werk über die Sehorgane der Tiere für *Simocephalus* wie auch für *Leptodora* beschrieben worden. Ich habe mich nicht eingehend mit der Histologie des Auges beschäftigt.

Aus der Embryologie läßt sich deutlich erkennen, daß das zusammengesetzte Auge ursprünglich ein paariges Organ ist. Man erkennt dies an Fig. 20, welche sich auf ein schon ziemlich

1) So schreibt HAECKEL in seiner systematischen Phylogenie 1895, Bd. 2, p. 658: „Die volle Ausbildung der muschelähnlichen zweiklappigen Schale zeigen dagegen die Estheriaden (*Estheria*, *Limnadia*); von ihnen lassen sich sowohl die Cladoceren als die Ostracoden und Cirripeden ableiten. Die Cladoceren, Daphniden und Polyphemiden gleichen *Estheria*-Larven mit 4—6 Paar thoracalen Schwimmpfüßen.“

weit entwickeltes Tier bezieht; außerdem sind hier auch die Bildungszellen der Krystallkegel zu bemerken, während die inneren Teile des Auges durch schwarzes Pigment verdeckt sind<sup>1)</sup>. Bei Fig. 6 sieht man, wie überraschend weit in die pigmentierte Masse hinein sich die Augennerven verfolgen lassen selbst bei diesem erwachsenen Stadium. Ferner bemerkt man in dieser Figur, wie die Pigmentkörnchen sich eine Strecke weit an den einzelnen Nervensträngen entlang nach hinten ziehen. In seiner Fig. 64 hat GROBBEN (22) bei *Moina* einen vollständig ähnlichen Zustand abgebildet, aber ohne im Text davon zu sprechen.

**Das Medianauge.** Das Medianauge, zeichnet sich in auffallender Weise aus durch seine Größe und seine abweichende Gestalt, im Vergleich mit den Daphnien. Wohl sind die Gattungen *Simocephalus* und *Daphnia* durch mehrere Merkmale zu unterscheiden, aber schon mit einem einzigen Blick auf das Medianauge kann man den *Simocephalus* erkennen. Bei *Simocephalus* haben wir es hauptsächlich mit einem langausgezogenen Streifen von Pigmentsubstanz zu thun, welcher unten zu einem kugeligen Gebilde anschwillt (Fig. 1). Das obere Ende des Medianauges heftet sich an das Gehirn an, da, wo die präcentrale Neuropilmasse liegt und wo die zwei Tegmentariusberven ihre Austrittsstelle haben. Bei manchen Exemplaren bemerkte ich an der Pigmentmasse einen nach vorn gehenden Fortsatz, wie in Fig. 1 angegeben. Die Pigmentmasse erscheint tief schwarz, teils infolge der dunklen Farbe der Pigmentkörnchen, teils infolge des starken Lichtbrechungsvermögens. Sie besteht aus zahlreichen kleinen Kügelchen, die eng aneinander liegen. Jedes Kügelchen ist sehr stark lichtbrechend und bietet daher die optische Erscheinung eines dunklen Kreises mit hellem Centrum. Hinter der langgestreckten Pigmentmasse finden wir den Hauptnerv zum Medianauge, der aus der präcentralen Neuropilmasse entspringt und nach unten verläuft (Fig. 15), wo er mit einer Anschwellung, die aus 4 Zellen besteht, in Verbindung tritt. Dieses Gebilde ist gerade da gelegen, wo die größte Anschwellung der Pigmentsubstanz vorhanden ist, und in transversaler Schnittrichtung gesehen, zeigt es längliche Zellen mit deutlichen Nuclei (Fig. 16). Noch weiter unten sehe ich Zellen, die offenbar damit in Verbindung stehen und in welchen ich ebenso wie SAMASSA den Ursprung

---

1) Ähnliche Stadien sind von GROBBEN in seiner *Moina*-Arbeit (22) abgebildet worden, allerdings nur nach Totalpräparaten.

der zu dem reduzierten Frontalorgan gehenden Nerven vermute. Ich glaube auch mit einiger Sicherheit sagen zu können, daß außer dem stärkeren medianen Nerven noch 2 kleinere seitliche vorhanden sind, die mit seitlich gelegenen Zellen des Medianauges in Verbindung kommen. An einem transversalen Schnitt sieht man nämlich oben neben der Austrittsstelle des medianen Nerven rechts und links feinere Stränge, die gleichfalls nach unten verlaufen, um sich allem Anschein nach mit den seitlich gelegenen Zellen des Medianauges zu vereinigen.

Ueber den genaueren Bau des Medianauges kann ich keinen befriedigenden Aufschluß geben, da das Pigment hier eine so außergewöhnliche Ausdehnung hat<sup>1)</sup>. CLAUS (18) hat vermittelst sagittaler und transversaler Schnitte die Verhältnisse bei *Daphnia pulex*, wo bekanntlich die Pigmentmasse ganz klein ist, sehr genau beschrieben. Mit dieser Schilderung von CLAUS stimmen meine Angaben doch einigermaßen überein. Nach ihm sind bei *Daphnia* auch 3 nach unten gehende Nerven zu sehen, die mit 3 Lappen, den „Augenbechern“, in Verbindung stehen. Wir haben einen unpaaren ventralen Becher und 2 seitlich gelegene, und jeder soll 4 „Sehzellen“ enthalten. Von dem ventralen Augenbecher treten 2 Nerven zum Frontalorgan, in denen je ein Kern eingelagert ist.

LEYDIG hat das Medianauge von *Simocephalus* beschrieben, aber weiter als bis zur äußeren Gestalt des Auges ist er nicht gekommen. Auf die feinere Histologie des Organs geht auch SAMASSA nicht näher ein. Er spricht von einem ringförmigen Zug von Nervensubstanz, welcher aus dem Gehirn in weitem Bogen an das Auge herantritt. Ohne positiv zu behaupten, daß dieses eigentümliche Gebilde nicht vorhanden ist, kann ich nur sagen, daß ich nichts davon gesehen habe.

Daß das Medianauge der Cladoceren im Vergleich mit denjenigen der Mehrzahl der anderen Entomostraken ein unbedeutendes und oft stark reduziertes Organ ist, betonte CLAUS (18) in seiner wichtigen Abhandlung über das Medianauge der Crustaceen. Als Grund dafür können wir einfach die bedeutende Entwicklung des zusammengesetzten Auges ansehen. Es paßt zu dieser Ansicht, daß das Medianauge beim Embryo von *Simocephalus* relativ größer ist als beim erwachsenen Tier. Es ist kaum zu glauben, daß bei den Cladoceren im erwachsenen Zustand dieses Nauplius-

1) Ich glaube, daß genügende Resultate bei *Simocephalus* nur durch Entpigmentieren zu erzielen sind: doch dies ist eigentlich eine Untersuchung für sich, auf die ich mich jetzt nicht einlassen will.



auge noch in irgend einer Weise funktioniert, bei den meisten Arten bleibt es jedoch immer erhalten.

CLAUS erwähnt, daß dieses Gebilde auch im Larvenstadium vieler Malakostraken zu erkennen ist, und durch die Entdeckungen von PAUL MAYER (37), ROBINSON (44) und BUMPUS (5) ist festgestellt, daß dasselbe selbst bei manchen erwachsenen Malakostraken noch erkennbar ist. Das sehr konservative Verhalten der Crustaceen in Bezug auf dieses Naupliusauge weist darauf hin, daß wir es mit einem uralten Organ zu thun haben, welches die Stammformen schon besaßen.

**Das Riechorgan (Tastorgan).** Die meisten Autoren geben an, daß das Riechvermögen bei den Cladoceren seinen Sitz in den feinen Riechhaaren oder -fäden der 1. Antenne hat, die mit einer Gruppe von großen Sinneszellen in Beziehung stehen. Die sog. Riech- oder Tastantennen sind bei *Simocephalus* (Weibchen) lang ausgestreckt und sind je mit einer Borste versehen<sup>1)</sup>, die von der Mitte aus nach vorn hervorragt (Fig. 1). Von den feinen Riechfäden sind beim Weibchen 9 vorhanden, die stets, selbst in gefärbten und geschnittenen Präparaten, ein geknöpftcs Aussehen aufweisen; dies hat schon LEYDIG (p. 41) als eigentümliches Merkmal dieser Fäden angegeben. Auch ist die ebenfalls von LEYDIG erwähnte Eigentümlichkeit wieder in den Schnittserien zu sehen, nämlich „daß die Cuticula der Tastantenne da, wo die ‚Tastborsten‘ von ihr abgehen, ebensoviele dunkel markierte Stellen oder Verdickungen hat“. Der Nerv von der postlateralen Neuropilmasse (Riechcentrum nach SAMASSA) tritt in die Antenne ein und geht in eine deutliche Gruppe von Sinneszellen über, deren feine Fortsätze in die Riechfäden und die größere Borste hineinziehen. Ich hatte gehofft, mit Hilfe meiner Schnittserien bei hoher Vergrößerung noch etwas Weiteres über die Endknöpfchen und das eigentümliche Aussehen der Vereinigungsstelle zwischen Antenne und Riechfäden angeben zu können. Ich sah aber auf den Schnitten nur dasselbe wie beim lebenden Tier und konnte selbst mit 1100-maliger Vergrößerung nichts Näheres erkennen. Erwähnenswert ist es, daß diese charakteristischen Gebilde sich ebenso deutlich in der abgeworfenen Haut (nach der Ecdysis) zeigen, was ebenfalls darauf hinweist, daß sie als Bildungen der Cuticula anzusehen sind.

---

1) Das Männchen besitzt 2 solche starke Borsten, aber nur 8 Riechfäden, wie schon LEYDIG (33, p. 163) berichtet hat.

**Das Nackenorgan.** Das Nacken-Sinnesorgan besteht aus zwei Gruppen von birnförmigen Sinneszellen, die über dem Ganglion opticum und den Leberhörnchen an der Schale liegen und die sich gegen die letztere abplatten. Die Zellen haben daher auf Sagittalschnitten einen annähernd dreieckigen Umriß (Fig. 12a). Der bedeutende Nackennerv (Tegumentarius), an dessen äußersten Verzweigungen die Sinneszellen sitzen, hat seinen Ursprung, wie vorhin schon gesagt, in der präcentralen Neuropilmasse. Von hier aus verläuft er jederseits nach vorn und nach oben, geht seitlich an dem Ganglion opticum vorbei und teilt sich in 3 Hauptäste, die ihre Fortsätze in die Sinneszellen senden (Fig. 1). Der kleinste Ast setzt sich in gerader Linie fort, um nur 2 oder 3 Zellen zu versorgen. Der nach vorn gerichtete Ast kommt mit 3 oder 4, der nach hinten gerichtete mit noch mehr Zellen in Verbindung. Die Sinneszellen erscheinen bei der Gesamtansicht des Tieres als eine regelmäßig angeordnete Gruppe, die von der Nähe des zusammengesetzten Auges aus bis über die Leberhörnchen zu verfolgen ist. Die beiden Gruppen (der rechten und linken Seite zugehörig) schließen sich in der Mittellinie ziemlich eng aneinander an, weshalb sie beim lebendigen Tier bei seitlicher Ansicht nur unvollkommen zu sehen sind. Jede Zelle besitzt einen ziemlich großen Nucleus, der in frischem Zustande kaum wahrzunehmen ist, während man ein granuliertes Aussehen der Zellsubstanz, welches durch eine Anzahl von stark lichtbrechenden Körperchen veranlaßt wird, gerade beim lebendigen Tier viel deutlicher sieht. Der abgebildete Schnitt (Fig. 12), obgleich annähernd transversal, trifft wegen der charakteristischen Abwärtsbiegung des Kopfes die Stelle der Sinneszellen in tangentialer Richtung. Man sieht, wie die Zellen sich aneinander schließen und von beiden Seiten her zusammentreffen. Daß die Zellen bei diesem Bilde in verschiedenen Höhen zu liegen scheinen, ist nur die Folge des tangentialen Verlaufs des Schnittes.

### **Der Darmkanal.**

An dem Darmkanal haben wir die drei gewöhnlichen Abschnitte zu erkennen: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm. Von diesen ist der Mitteldarm bei weitem der größte und wegen seines dunkleren (meist braunen) Inhaltes immer durch die Schale hindurch auffallend deutlich zu sehen. Der Vorderdarm ist relativ

kurz und mit starken Muskeln versehen; die Wandungen desselben berühren sich und treten nur beim Schlucken auseinander. Der Enddarm ist sehr kurz und ebenfalls stark muskulös; er wird nur während der Entleerung der Faeces geöffnet. Wir gehen jetzt zu der genaueren Betrachtung der einzelnen Abschnitte über.

**Der Oesophagus (Vorderdarm).** Der Oesophagus ist ein einfaches Rohr und stellt den am meisten muskulösen Abschnitt des Darmkanals dar. Er führt von dem Mund zum zweiten Abschnitt, dem Mitteldarm oder Magendarm, und hat im allgemeinen einen nach vorn schräg aufsteigenden Verlauf, obwohl er durch Muskelzug zuweilen fast horizontal oder fast vertikal werden kann. Die Muskeln der Oesophaguswand sind von zweierlei Art — Ringmuskeln und Längsmuskeln (Fig. 6). Die Ringmuskulatur besteht aus etwa 20 starken Bändern, welche die äußerste Schicht bilden. Diese Muskelringe zeigen besonders deutlich das Vorhandensein des reichlichen Sarkoplasma, das nach außen zu gelegen ist, während die Muskelfasern oder Muskelsäulchen nach innen gewandt sind. Dieses Verhältnis (welches wir fast allgemein bei den Muskeln wiederfinden werden) läßt sich bei dem erwähnten Sagittalschnitt sehr deutlich erkennen. [Ueber die Beschaffenheit der Muskeln haben wir später noch eingehender zu sprechen, siehe p. 503.] Die Längsmuskeln sind auch gut entwickelt, und ihre etwas welligen Fasern liegen unter den Ringmuskeln und über dem Epithel des Oesophagus. Man sieht am oberen Ende des Oesophagus auf der vorderen Seite 2 rechts und links von oben herantretende Muskelstränge, die sich zwischen die Ringmuskeln und das Epithel des Oesophagus hineinziehen und in die Längsmuskelschicht übergehen. Weiter oben vereinigen sich diese Stränge mit den 2 größeren Muskeln, die nach unten mit einer gemeinsamen Sehne an der Oberlippe sich ansetzen und als Heber der Oberlippe dienen: die oberen Ansatzstellen dieser Muskeln befinden sich dorsal seitlich neben der großen Drüsenzelle. Durch diesen Zusammenhang der Muskeln sind die gleichzeitigen Lageänderungen des Oesophagus und der Oberlippe leicht zu erklären.

Wie schon von verschiedenen Autoren erwähnt wurde, ragt der Oesophagus eine kleine Strecke in den Mitteldarm vor. Bei genauerer Betrachtung läßt sich erkennen, daß wir es hier mit einer kreisförmigen Einstülpung zu thun haben. An diesem hineinragenden Fortsatz sehen wir noch deutlich die länglichen



Zellen der Oesophagus-Epidermis, doch diese werden weiter nach unten im Oesophagus immer flacher und daher schwerer erkennbar. Eine starke chitinige Intima, durch die Epidermiszellen ausgeschieden, bildet die innerste Schicht des Oesophagus. Der Oesophagus wird festgehalten und sein Lumen erweitert mittelst einer Anzahl kleinerer Muskeln, die ich *Dilatatores oesophagi* nenne. Von diesen ist sowohl vorn als hinten eine Reihe von Paaren vorhanden. Jedes Paar besteht aus einem rechts und einem links gelegenen Muskel: Fig. 13 zeigt ein vorderes Paar und ein hinteres Paar. Die Muskeln setzen sich mit verbreiteter Basis an der festen Intima des Oesophagus an, ziehen sich also zwischen den Längsmuskeln und den Ringmuskeln hindurch und durchsetzen das Epithel. Die nach vorn gerichteten Muskelpaare heften sich an die Schale kurz vor der Basis der Oberlippe an. Die nach hinten gelegenen gehen in ähnlicher Weise von einer dünnen, quergelegenen Lamelle aus (Fig. 6), die wahrscheinlich von chitinöser Beschaffenheit ist.

Was die Angaben der Autoren betrifft, möchte ich nur erwähnen, daß CLAUS (13) Längsmuskeln in dem Oesophagus bei den Cladoceren nicht beobachtet hat. Er vermutet, daß WEISMANN (54), welcher solche Längsmuskeln bei *Leptodora* beschrieb, durch „Längsfalten der chitinigen Intima“ getäuscht worden sei. Bei meinen 5  $\mu$  dicken Schnitten von *Simocephalus* scheint mir eine solche Täuschung ausgeschlossen, besonders da man die Längsmuskeln von oben her in den Oesophagus eintreten sieht.

**Der Mitteldarm.** Der Mitteldarm — oder, wie ihn einige Autoren benennen, der Magendarm — macht, wie gesagt, bei weitem den größten Abschnitt des Darmkanals aus und wird ferner charakterisiert durch die Anwesenheit zweier Diverticula, der sog. Leberhörnchen. Diese sind seitliche Ausstülpungen, die nahe am Vorderende des Mitteldarms abgehen, sich bogenförmig nach vorn krümmen und an ihrem Vorderende in der Mittellinie fast miteinander in Berührung kommen. Der Mitteldarm besitzt gleichfalls einen Belag von Ringmuskeln, jedoch sind die Muskeln viel schwächer, nur bandartig, und voneinander getrennt durch Zwischenräume, die bei normal ausgestrecktem Zustande meist etwas breiter als die Muskelstreifen sind. Diese Muskelringe zeigen nichts von der Querstreifung, die im allgemeinen ein so auffallendes Merkmal der Muskeln ist. Die Muskelringe liegen auf einer zarten, ziemlich refraktiven Basalmembran, welche ihrerseits auf dem Darm-



epithel aufliegt (Fig. 6). — Charakteristisch für den ganzen Mitteldarm sind die peristaltischen Kontraktionswellen, die sich besonders von hinten her langsam den Darm entlang fortpflanzen und eine Hin- und Herbewegung des Darminhaltes bedingen.

Das Epithel des Mitteldarms, welchem die Verdauungsfunktion zukommt, besteht aus länglichen Zellen, welche außerordentlich regelmäßig angeordnet und mit Nucleus und Nucleolus versehen sind. Außer einem körnigen Inhalt sehen wir besonders im mittleren und hinteren Teil des Mitteldarmes in den Zellen mehrere helle Blasen, die ich wohl für Fettröpfchen halten möchte, obgleich bei meinen Präparaten das Fett durch den Alkohol und das Xylol ausgezogen ist. Ferner sieht man deutlich hier und da Ausscheidungsprodukte, anscheinend Schleim (Mucus), der im Begriff ist, in den Darm entleert zu werden (Fig. 6).

Von den anderen Autoren erwähnen auch LEYDIG und WEISMANN die Anwesenheit resorbierter Fettröpfchen in den Zellen dieser Schicht, und WEISMANN hat sich fernerhin bei *Leptodora* von der „Sekretion einer schleimigen Masse durch die Magen-zellen“ überzeugt.

Mit einer anderen Angabe dieser Autoren, welcher auch CLAUS (13) zustimmt, kann ich mich gar nicht einverstanden erklären. Sie sprechen von dem Vorhandensein einer zarten chitinen Intima, welche diesen Darmabschnitt auskleide. Ich muß sagen, daß ich nichts derartiges habe sehen können. Wie auch andere Feinheiten des Baues hätten sich diese Verhältnisse, glaube ich, viel eher auf den Schnittserien zeigen müssen als auf irgend eine andere Weise. Ich sehe, wie gesagt, auffallend deutlich die anderen angegebenen Details, aber nichts von einer inneren Membran, der Intima. Bekanntlich haben die drei erwähnten Autoren die Schnittmethode nicht benutzt, und obgleich ich dadurch der Meinung solcher sorgfältiger Beobachter entgegenrete, so glaube ich doch, infolge der seither vervollkommenen Technik eine sicherere Angabe machen zu können. Gegen die Existenz einer Intima spricht auch der Umstand, daß hier und da kleine Tröpfchen dieser Mucus-Substanz, noch nicht vollständig aus den absondernden Zellen entleert, in das Darmlumen hineinragen. Das Fehlen der Intima im Mitteldarm wird bei der Mehrzahl der Crustaceen überall angenommen, d. h. dem Darmabschnitt entodermalen Ursprungs kommt keine chitinöse Auskleidung zu. Warum eine so allgemeine Regel nicht auch hier gelten sollte, sehe ich nicht ein, und wie durch eine derartige feste Membran hindurch

die Verdauungsvorgänge sich vollziehen könnten, ist auch schwer zu verstehen. Auf p. 27 seiner Schrift über *Leptodora* (54) beschreibt WEISMANN sehr genau die Chymusresorption durch die Intima hindurch, doch scheint er in diesem Punkt eine Schwierigkeit gefunden zu haben, da er sagt: „Auf welche Weise die Intima passiert wird, konnte ich nicht feststellen.“

In histologischer Hinsicht habe ich keinen wesentlichen Unterschied in der Beschaffenheit des Mitteldarmepithels und des Epithels der Leberhörnchen konstatieren können.

Der Lokalisation der Funktionen des Mitteldarms wird neuerdings besonderes Interesse zugewendet, darum möchte ich etwas darüber angeben, obgleich ohne physiologische Methoden nur wenig festzustellen ist. Schon im Jahre 1893 hat CUÉNOT (19) bewiesen, was SAINT-HILAIRE (45) noch früher bereits vermutet hat, nämlich daß die Mitteldarm-Diverticula (sog. Leber) bei *Astacus* nicht nur zur Bereitung von Verdauungsfermenten dienen, sondern daß sie auch in der That resorbierende Organe sind<sup>1)</sup>. Wir stehen also der Frage gegenüber: Haben die Leberhörnchen eine ausschließlich absondernde Funktion, oder findet vielleicht auch da eine Resorption der gelösten Verdauungsprodukte statt? Zunächst will ich eine Thatsache betonen, die, wie ich glaube, bis jetzt wenig beachtet worden ist. Von der Ösophagealen Einstülpung bis zum Vereinigungspunkt mit dem Enddarm ist der Mitteldarm in normalem Zustande immer mit Nahrungspartikelchen gefüllt; diese kleinen Fetzen der Nahrung sind mit dem schleimigen Ausscheidungsprodukt untermischt und außerdem auch von einer ununterbrochenen Schicht dieses Schleimes umgeben (Fig. 6). In die Leberhörnchen jedoch treten feste Nahrungsteilchen nicht ein<sup>2)</sup>. Damit ist allerdings nicht gesagt, daß nicht gelöste Produkte der Verdauung in die Leberhörnchen eindringen können und dort zur Resorption gelangen. Einige Experimente, die ich vermittelst Karminfütterung ausgeführt habe, können wohl nach dieser Richtung hindeuten. In sehr kurzer Zeit wird der ganze Mitteldarm mit den aufgenommenen roten Partikelchen gefüllt; die Leberhörnchen aber bleiben ungefüllt und unverändert. In einem Tier, das die ganze Nacht in der Karminflüssigkeit gelebt

1) Dasselbe berichtet neuerdings H. JORDAN (Verh. d. Deutschen zool. Ges., 1902, p. 183—186).

2) Diese Thatsache fand ich nur bei RAMBOUR (43) erwähnt (1805), einem der ältesten Autoren auf diesem Gebiete, dessen Kenntnis der Anatomie der Daphniden in vieler Hinsicht noch unvollkommen war.

hatte, war aber ein rötlicher Schimmer in den Leberhörnchen zu beobachten. Von festen Partikeln war auch jetzt darin keine Spur zu sehen, doch wäre es möglich, daß die rötliche Färbung durch Einströmen von gelöstem Karmin hervorgerufen war. Allerdings wäre es nicht undenkbar, daß gelöstes Karmin in die Leberhörnchen rein physikalisch hinein diffundieren könnte, trotzdem normalerweise immerwährend ein langsames Ausfließen von Sekret in den Mitteldarm stattfindet. Bei Fütterung mit Indigo zeigte sich dasselbe; die Leberhörnchen enthielten keine Körnchen, aber zeigten einen blaugrünen Schimmer. Beiläufig will ich bemerken, daß ich bei Fütterung mit blauem Lackmuspulver ausnahmsweise eine Strecke weit in die Leberhörnchen einige Körnchen desselben eintreten sah, welche durch die Bewegungen des Darmes hin und her geschoben wurden und bald darauf nicht mehr in den Leberhörnchen zu sehen waren.

Nach dem Gesagten kann ich die Frage, ob die Leberhörnchen bei der Resorption beteiligt sind, nicht als völlig entschieden betrachten; sicher ist es aber, daß die Leberhörnchen als Sekretionsorgane anzusehen sind, da die Zellen wie im Mitteldarm deutlich Tröpfchen absondern und da die Leberhörnchen mit einem hellen Sekret erfüllt erscheinen, welches sich direkt in die genannte Sekretschicht des Mitteldarms fortsetzt.

Wenn wir den Vergleich mit den Verhältnissen bei *Astacus* machen, so müssen wir die minimale Größe des Mitteldarms bei dem letzterwähnten in Betracht ziehen. Es läßt sich denken, daß die bedeutende resorbierende Funktion der Diverticula (d. h. der Leber) mit der Kürze des eigentlichen Mitteldarmes in Korrelation steht. Wenn dies der Fall ist, so könnten wir wohl annehmen, daß bei den Daphniden die Leberhörnchen keine Rolle bei der Resorption spielen, da sie relativ so klein sind und die Resorptionsoberfläche in dem eigentlichen Darm sehr groß ist, während bei *Astacus* das Umgekehrte zutrifft.

Am hinteren Ende des Mitteldarms kommt es zur Bildung einer ringförmigen Klappe, welche in Verbindung mit den Muskeln des Enddarms den Abschluß des Mitteldarmlumens bewirkt und den unwillkürlichen Austritt des Darminhaltes verhindert. Die Ringklappe besteht aus erhöhten Zellen des Mitteldarmepithels und bezeichnet das Ende dieses Epithels.

Durch Fütterung mit blauem Lackmuspulver habe ich festgestellt, daß eine alkalische Reaktion in dem ganzen Mitteldarm besteht. Dasselbe zeigte sich auch bei der Fütterung mit Karmin,



indem die austretenden Exkremeute statt des hellen Karminrots ein schmutziges Blaurot zeigten, wie es auch an dem benutzten Karminpulver nach Zusatz von Ammoniak zu sehen war.

**Der Enddarm.** Der Enddarm (Afterdarm nach CLAUS) ist kurz, muskulös und in normalem Zustande leer. Die Ähnlichkeit mit dem Vorderdarm (Oesophagus) ist unverkennbar, insbesondere hinsichtlich der Muskulatur. Die Anzahl der Muskelringe ist aber eine geringere, und sie sind etwas schwächer entwickelt. Die Muskeln, welche als Dilatoren dienen (Dilatatores recti nach WEISMANN), gleichen denjenigen des Oesophagus. Es sind aber nicht zwei Muskelreihen vorn und zwei hinten, wie beim Oesophagus, sondern es setzen sich an jeder Seite des lateral abgeflachten Enddarms mehrere Reihen an, welche andererseits an der Körperwand befestigt sind. Im Querschnitt sieht der Enddarm wie ein longitudinaler Schlitz aus. Eine starke chitinige Intima ist vorhanden, welche mit der äußeren Körperbedeckung zusammenhängt. Darunter liegt ein deutlich erkennbares Epithel, in welchem einzelne kleine helle Kerne mit Kernkörperchen zu sehen sind.<sup>4</sup> Die Dilatoren durchsetzen das Epithel und heften sich an die chitinige Intima an wie beim Oesophagus.

Verschiedene Autoren haben von einem Respirationsprozeß gesprochen, der sich vermittelt eines regelmäßigen Aus- und Einströmens von Wasser durch den Enddarm vollziehen soll. Zuerst hat LEREBoullet (31) im Jahre 1850 sogar bei *Daphnia* eine „respiration anale“ feststellen wollen. LEYDIG (33, p. 58), der sich allerdings sehr vorsichtig ausdrückt, scheint ebenfalls geneigt, diese Atmungsfunktion des Darmes anzunehmen, betont aber, und wie ich meine mit vollem Recht, die Respiration durch die Schalen, die Beine und die Haut. In seiner Abhandlung über *Leptodora* giebt WEISMANN (54, p. 375) an, daß diese Darmatmung „in der ganzen Länge des gesamten Nahrungskanals“ stattfinde. Jedoch kann diese Funktion bei *Leptodora* mit dem Fehlen der Kiemen an den Beinen in Beziehung stehen und WEISMANN ist selbst der Ansicht, daß „die Darmatmung bei den übrigen Daphniden in geringerem Grade ausgebildet zu sein scheint als bei *Leptodora*“. Da ich selbst nur *Simocephalus* gründlich untersucht habe, bin ich nicht im stande, ein Urteil über die ganze Gruppe mit Sicherheit auszusprechen, doch möchte ich glauben, daß bei *Daphnia*, *Simocephalus* und ähnlichen Formen eine normale Darmrespiration nicht vorkommt, was schon CLAUS (13, p. 382) sehr deutlich hervorgehoben hat.



Bei *Simocephalus* glaube ich behaupten zu können, daß ein rhythmisches Aus- und Einströmen von Wasser in normalem Zustande nie stattfindet. Einen derartigen Vorgang habe ich zwar beobachtet, doch immer nur in einem nicht mehr ganz normalen Zustande des Tieres und erst, wenn die Beine nicht mehr ihre charakteristischen Bewegungen zeigten. Es wäre vielleicht anzunehmen, daß diese Einrichtung unter solchen Bedingungen die gewöhnliche, auf dem Wasserstrom in der Schale beruhende Atmung ersetzt. Dies entspricht ziemlich genau der Ansicht von CLAUS, dem ich mich in diesem Punkte vollständig anschließe.

### Muskulatur.

Wie bei anderen Arthropoden, ist an den Muskeln der kontraktile Teil und der protoplasmatische Zellkörper leicht zu unterscheiden; die kontraktile Substanz besteht aus Bündeln quergestreifter Fibrillen<sup>1)</sup>. Interessant ist aber das Verhältnis dieser kontraktilen Substanz zu dem übrigen Zellkörper (Sarkoplasma). Bei den Muskeln des Embryo beobachtet man, wie in den Zellen die kontraktile Substanz auftritt und allmählich an Masse zunimmt; bei den ausgebildeten Muskeln wechselt die Größe des nicht differenzierten Zellkörpers und die Lage der Fibrillenbündel mannigfach. In einigen Muskeln kommt fast kein Sarkoplasma mehr vor<sup>2)</sup>; in anderen dagegen bildet das Sarkoplasma die Hälfte des Ganzen oder noch mehr (Fig. 6). Sehr häufig finden wir, daß die kontraktile Substanz seitlich gelegen ist, an der Muskelscheide (Sarkolemma) dicht anliegend (Fig. 6). In anderen Fällen liegt sie in der Mitte (Fig. 24 v. m) oder ist unregelmäßig verteilt und bildet auf dem Querschnitt seltsame Gebilde und Figuren. Das Sarkoplasma ist von granulärer bis faseriger Beschaffenheit und enthält die Nuclei der Muskelfasern. In einigen Fällen ist vielleicht nur ein Kern vorhanden, aber bei den größeren Muskeln finden wir immer mehrere Kerne.

LEYDIG (p. 32) spricht in seinen Angaben über die Histologie

---

1) Wie schon früher gesagt, zeigen die Muskelringe des Mitteldarms keine Querstreifung.

2) In den Längsmuskeln des Oesophagus, in den Dilatatores oesophagi und in den Muskeln des Herzens ist keine deutliche Sarkoplasmaschicht zu sehen. Auch bei den Muskelringen des Mitteldarms ist die Sarkoplasmaschicht gering.

der Muskeln von dem Vorhandensein eines „Lückensystems“ — einer Serie von Lücken zwischen den kontraktile Elementen oder Fibrillen. Ich kann nur denken, daß es sich hier um das zwischen den Fibrillen liegende Sarkoplasma handelt. Ebenso muß ich die granuläre Schicht, die sich beim Absterben von einem Muskelstrang abheben soll, für die äußere Sarkoplasmaschicht halten.

Die Anwesenheit von sehr viel undifferenziertem Sarkoplasma in den Muskeln der Crustaceen hat eine sehr interessante vergleichende Bedeutung. Wir erkennen sofort ein ähnliches Verhältnis, wie es unter den Vermalien bei den Nematoden und Acanthocephalen sich findet. — Bekanntlich sind auch die Muskeln der Insekten protoplasmareich, obgleich das Sarkoplasma meist als Zwischensubstanz hervortritt, d. h. sich zwischen den Fibrillenbündeln hindurchzieht.

Im allgemeinen kann die höhere Entwicklungsstufe darin gesehen werden, daß die kontraktile Substanz zunimmt und das Sarkoplasma relativ sich vermindert. In diesem Sinne stehen also die Muskeln der Insekten auf einer höheren Stufe als diejenigen der niederen Crustaceen. Bei den Wirbeltieren ist es bekannt, daß die Zelle allmählich immer mehr von den entstehenden Fibrillen erfüllt wird, so daß die junge Zelle die primitivere, die ausgebildete Zelle die höhere Stufe zeigt<sup>1)</sup>.

Die Anordnung der Muskeln in dem Körper der Cladoceren ist von den früheren Autoren nur sehr mangelhaft beschrieben worden. Ich will hier die hauptsächlichsten Muskelgruppen auführen, welche zum Teil nur auf den Schnittserien sich deutlich erkennen lassen. Die Muskelverteilung bei den Branchiopoden ist von CLAUS in seiner Branchipusarbeit (17) besprochen worden, in welcher er auch darauf aufmerksam macht (p. 28 Anmerkung), daß diese Verhältnisse bei den Daphniden bis dahin nur sehr unvollkommen bekannt waren. Er meint, daß im wesentlichen die Anordnung bei den Branchiopoden und den Cladoceren dieselbe ist, und muß ich daher öfters auf seine Darstellung Bezug nehmen.

---

1) Beiläufig mag erwähnt werden, daß selbst bei den Flossenmuskeln des Seepferdchens (*Hippocampus*) ein auffallend großer Teil des Sarkoplasmas erhalten bleibt und die Fibrillenbündel sich nur in Form von Bändern durch dasselbe hindurchziehen. (ROLLET. „Ueber die Flossenmuskeln des Seepferdchens [*Hippocampus antiquorum*] und über Muskelstruktur im allgemeinen, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 32, 1888.)

Was zuerst die Stammmuskulatur betrifft, so haben wir oberhalb des Darmkanals 2 dorsale (*d. m*) und weiter unten auf dem Niveau des Bauchmarks 2 ventrale (*v. m*) Längsmuskelbänder, die sich durch den ganzen Leib erstrecken (Fig. 1, 24). Weiter hinten, wo das Abdomen umgebogen ist, teilt sich der ventrale Muskelstrang und schickt nach unten große Muskeln, welche als die Hauptbeuger dieses Körperteils wirken (Fig. 1). — Die dorsalen Muskelstränge stehen durch kleine, vertikal verlaufende Bänder mit der Bauchrinne in Verbindung (Fig. 24). Die Zahl dieser Bänder ist eine geringe, da sie ziemlich entfernt voneinander liegen. Obgleich es nicht ganz leicht ist, die Beziehung zu den Beinmuskeln festzustellen, glaube ich doch mit einiger Sicherheit sagen zu können, daß zu jedem Segment ein Band gehört. In dem hinteren Körperteil, hinter dem 5. Beinpaar, liegen noch mehrere dieser Muskeln. Es wäre nicht undenkbar, daß dies auf eine frühere größere Segmentzahl hindeutet, in dem Sinne, daß die Stammesmuskeln geblieben sind trotz des Verschwindens der entsprechenden Beinpaare.

In dem vorderen Teil des Körpers nehmen die großen Muskeln der 2. Antenne sehr viel Platz ein, und insofern läßt sich dies nicht mit dem Zustand bei *Branchipus* vergleichen, als bei letzterem die 2. Antennen nicht als Schwimmorgane verwendet werden. Die Verhältnisse bei den Larvenstadien des *Branchipus* sind aber doch nicht unähnlich (vergl. CLAUS 17, Taf. VIII, Fig. 2), und bei dieser Form läßt sich die allmähliche Rückbildung dieser Muskeln, welche auf der Funktionsänderung der 2. Antennen beruht, in deutlicher Weise verfolgen. — Unter den Muskeln der 2. Antenne können wir zwischen den von oben herkommenden und den transversal liegenden Muskeln unterscheiden. Erstere sind nach oben hin verbreitert und an der dorsalen Wand des Kopfschildes befestigt; nach unten ziehen sie in die Ruderantennen hinein. Die Muskeln sind der Zahl nach 3, und der am weitesten hinten liegende ist der größte. Sie sind in den Fig. 1 und 22 zu sehen. Sie dürften als Heber der Antenne fungieren. Die querverlaufenden Muskeln sind unpaar und verbinden die rechtsseitige und die linksseitige Antenne. In der Mittellinie schwellen sie zu großen Muskelbäuchen an, und verlaufen nach den Seiten hin gleichfalls in die Antennen hinein; sie fungieren als Adductoren, wie schon SAMASSA für *Sida* angegeben hat (l. c. p. 109). Infolge etwas schrägen Verlaufes kreuzen sich medianwärts einige der Hauptmuskeln. Die großen Muskeln hinter dem Oesophagus

und unter dem vorderen Ende des Mitteldarms, welche in Fig. 6 quergetroffen sind, gehören hauptsächlich in diese Gruppe, nur diejenigen, die am weitesten hinten liegen, sind Muskeln der Mandibeln. — Die Muskeln, welche die Mandibeln bewegen, sind ebenfalls teils horizontal, teils vertikal gelegen. Als Mittelpunkt der horizontalen Muskeln der beiden Mandibeln dient ein großer medianer Sehnenstrang, der seitlich in 2 vertikal gestellte lamellöse Platten übergeht. Dieses sehr charakteristische Gebilde ist auch in ganz ähnlicher Weise bei *Branchipus* und *Apus* wahrzunehmen (vergl. das Bild von CLAUS 17 bei *Branchipus*, Taf. VIII, Fig. 4). Die seitlichen Platten wirken als Drehungsachsen für die 2 Mandibeln, d. h. von ihnen aus strahlen fächerförmig die Kaumuskeln in den ausgehöhlten Schaft der Mandibel. Durch das alternierende Zusammenziehen der vorderen und hinteren Teile dieser Kaumuskeln wird die eigentümlich rotierende Bewegung der Mandibeln bewirkt. An die große Sehne hinten sich anlegend, folgen die mächtigen quergelegenen Muskeln, die als Adductoren wirken. Es giebt in dieser Lage 2 auffallend große, welche übereinander liegen und sich an den Oberteil der Mandibel ansetzen. Mit dem horizontalen Muskelsystem der Mandibel tritt ein paariger zweiteiliger Muskel in Verbindung, welcher von der dorsalen Körperwand seitlich dicht vor dem Herzen vertikal herabläuft (Fig. 1).

Einige Schnitte hinter den horizontalen Mandibelmuskeln finden wir 2 Paar transversaler Muskeln, die zum Zusammenklappen der Schalen dienen. Seitlich sind sie verbreitert und an den Schalen befestigt, während sie medianwärts vermittelst schnurger Teile miteinander und mit der Bauchrinne sich verbinden. Das vordere Paar ist weniger stark, das hintere dagegen sehr mächtig und auffallend. — Von dem Levator der Oberlippe ist schon die Rede gewesen (p. 497); unten durch eine gemeinsame Sehne an die morphologisch dorsale (vordere) Wand der Oberlippe angeheftet (Fig. 6 *l. obl*), divergieren nach oben 2 Muskeln, welche, wie erwähnt, mit den Längsmuskeln des Oesophagus in Verbindung treten und sich endlich an die Schale ansetzen (Fig. 15). — Auch in der Oberlippe selbst sind Quermuskeln vorhanden, welche von der äußeren (vorderen) Fläche zur inneren Fläche gehen (Fig. 6). — Die *Dilatatores oesophagi* haben ebenfalls schon Besprechung gefunden (p. 498). Die schon genannte Lamelle, an welcher die posterioren Dilatatores befestigt sind, wird wohl dieselbe sein, wie die, welche CLAUS (17) bei *Branchipus* in dieser Lage



fund und welche er in seiner Fig. 3, Taf. VIII, mit *ESk* bezeichnet.

Es sind schließlich die Muskeln der Maxillen und der 5 Beinpaare zu besprechen, und hier sind die Verhältnisse etwas kompliziert und nicht ganz leicht klarzulegen. Bei der Ansicht von der Seite, bei lebenden Tieren, sieht man je 2 Muskeln zu dem 3. und 4. Bein hinziehen, zu dem 1., 2. und 5. aber nur einen. Wie das Studium der Schnitte und der durchsichtigen Tiere, von oben gesehen, ergibt, sind diese Muskeln in Wirklichkeit nur die Heber der Beine; durch andere Muskeln (meistens je 2), die sich in der Mittellinie an die Bauchrinne ansetzen, werden die Gliedmaßen nach der Bauchseite adduziert. Die ersterwähnten Muskeln, die bei ihrer Kontraktion den Stamm der Extremitäten dorsalwärts heben, sind natürlich mehr seitlich gelegen und auf höherem Niveau als die Bauchrinne, an der äußeren Körperwand befestigt. Der schräge Verlauf dieser Muskeln kommt in der Seitenansicht sehr gut zum Ausdruck; speciell die großen Muskeln der 3. und 4. Beinpaare haben ihre obere Ansatzstelle sehr weit vorn. Man sieht an Textfig. 6 die Muskeln des 4. Beinpaares, die schief nach vorn gehenden Heber und die 2 medianwärts gehenden Beuger. Mein Befund betreffs der Beinmuskulatur stimmt im wesentlichen auch mit den Angaben über *Branchipus* (CLAUS 17, p. 26) überein; hier haben wir gleicherweise eine „hoch am Rücken entspringende“ und eine „an der Bauchseite verlaufende“ Muskelgruppe. Einerseits haben wir bei *Branchipus* einen primitiveren und deshalb einfacheren Zustand, dagegen scheint bei *Simocephalus* eine Vereinfachung in der Zahl der Muskelbündel eingetreten zu sein. — Die Maxillen sind, was ihre Muskulatur betrifft, in ganz gleicher Weise wie die 5 Beinpaare ausgestattet.

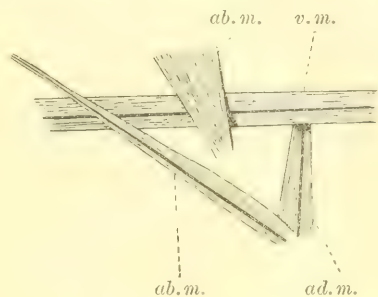


Fig. 6. Schema der Lage der Muskeln des 4. Beinpaares von *Simocephalus sima*. *ab.m.* Abductoren, *ad.m.* Adductoren, *v.m.* ventrale Längsmuskeln des Thorakalsegments.

Beinpaare haben ihre obere Ansatzstelle sehr weit vorn. Man sieht an Textfig. 6 die Muskeln des 4. Beinpaares, die schief nach vorn gehenden Heber und die 2 medianwärts gehenden Beuger. Mein Befund betreffs der Beinmuskulatur stimmt im wesentlichen auch mit den Angaben über *Branchipus* (CLAUS 17, p. 26) überein; hier haben wir gleicherweise eine „hoch am Rücken entspringende“ und eine „an der Bauchseite verlaufende“ Muskelgruppe. Einerseits haben wir bei *Branchipus* einen primitiveren und deshalb einfacheren Zustand, dagegen scheint bei *Simocephalus* eine Vereinfachung in der Zahl der Muskelbündel eingetreten zu sein. — Die Maxillen sind, was ihre Muskulatur betrifft, in ganz gleicher Weise wie die 5 Beinpaare ausgestattet.

Noch kurz zu besprechen ist die charakteristische Anheftungsweise der Muskeln an das Integument. Daß die Hauptmuskeln in manchen Fällen zum Zweck der Anheftung in starke Sehnen

übergehen, hat schon genügende Erwähnung gefunden. Noch eigentümlicher ist wohl der öfters zu beobachtende Fall, wo die Muskeln sich an flache chitinöse Lamellen anheften, während diese erst sekundär mit der Schale verbunden sind. Eine solche sehnige Platte ist in Fig. 24 zu sehen. Diese dient zum Ansetzen der beiden absteigenden dorsoventralen Segmentmuskeln und ist ihrerseits durch 2 Bänder mit der Bauchrinne verbunden. Diese Verhältnisse scheinen unter den Phyllopoden weit verbreitet zu sein, da sie sich in vollständig ähnlicher Weise bei *Branchipus* vorfinden (vergl. CLAUS 17, Taf. III, Fig. 7).

Eine eingehendere Darstellung der eigentlichen Myologie der Daphniden liegt mir nicht im Sinne. Wenn besonders darauf geachtet würde, so könnte man mittelst besonders ausgewählter schräger Schnittrichtung manche weitere Einzelheiten aufklären, da bei Quer- und Sagittalschnitten das Verfolgen des schrägen Verlaufes vieler Muskeln große Schwierigkeiten bietet. Eine solche Untersuchung würde aber nur exakte Details liefern, und schwerlich etwas Neues von vergleichend-anatomischem Wert ergeben.

### Drüsenzellen etc.

**Drüsenzellen und Bindegewebszellen.** Der Körper der Cladoceren enthält einige große Drüsenzellen von charakteristischem Aussehen. Außerdem findet man sehr zahlreiche Zellen in dem Körper zerstreut, bei welchen man manchmal zweifelhaft sein kann, ob dieselben Drüsenzellen oder Bindegewebszellen (Fettzellen) sind. Ich will deshalb die Drüsenzellen und die Bindegewebszellen in diesem Abschnitt gemeinsam besprechen, obgleich sie nicht nur verschiedenartige Funktion haben, sondern auch wahrscheinlich von verschiedenen Keimblättern abstammen.

Ich spreche zuerst von denjenigen Zellen, welche unzweifelhaft Drüsenzellen sind. Es kommen bei *Simocephalus* in Betracht:

- 1) eine Anzahl von Zellen, zumeist großen, in der Oberlippe;
- 2) eine große, median gelegene Kopfdrüsenzelle.

Wir haben in der Oberlippe jederseits zwei zusammenhängende Zellengruppen, wie schon CLAUS angegeben hat <sup>1)</sup>. Wir

---

1) „Die großen Zellen der Oberlippe, die bereits LEYDIG als allgemeinen Charakter der Cladoceren hervorhebt und in paariger Anordnung verteilt findet, betrachte ich als Lippendrüsen und finde, daß dieselben in eine tiefere, dicht unter dem Gehirn über dem Anfang des Oesophagus gelegene Gruppe und mehrere sehr große

unterscheiden eine proximale Gruppe, von mehreren kleinen Zellen gebildet, und eine distale Gruppe, aus großen Zellen bestehend, von denen die äußerste deutlich einen Ausführungsgang nach der inneren Seite der Oberlippe besitzt (Fig. 5). Diese großen Zellen scheinen meist jederseits in der Vierzahl vorhanden zu sein. Die Zellen folgen hintereinander, so daß der Querschnitt durch die Oberlippe meist jederseits nur eine Zelle trifft. In histologischer Hinsicht sind diese Drüsenzellen außerordentlich charakteristisch und lassen sich daher sofort immer wieder erkennen. Ein Hauptmerkmal ist natürlich der Nucleus, der sehr groß und von eigenartiger Gestalt ist. Seine Form muß etwa einer Halbkugel oder einer flachen Schale gleichen, da er in den Schnittserien bald als Kreis, bald als Halbkreis zu sehen ist (Fig. 5). In dem Kern bemerkt man zahlreiche, sehr dunkel gefärbte Körnchen, welche ich als Chromatin auffasse; an einer Stelle bilden dieselben einen dunklen Klumpen, welcher wahrscheinlich den Nucleolus umschließt. Der Zellkörper ist von granulärer Beschaffenheit, derjenige Teil aber, welcher von dem beckenförmigen Nucleus umfaßt ist, erscheint etwas dunkler, hat sehr feinkörnige Struktur und ist wahrscheinlich als Sitz der Sekretionsthätigkeit zu betrachten. Außerdem kann man in der Zelle noch das Sekret selbst wahrnehmen, das oft als eine blasse Masse ohne deutliche Kontur zu sehen ist. Das Sekret stellt eine runde Masse oder einen Streifen dar, welcher in dem Zellkörper in der Richtung nach dem Ausführungsgang verläuft (Fig. 5). Wir können annehmen, daß unter dem Einfluß des großen Kernes ein Sekret zuerst in Form kleiner, isolierter Tröpfchen abgesondert wird. Später fließt das Sekret zu größeren Tropfen, Stäbchen oder Streifen zusammen und gelangt so nach außen. — Von den Zellen der Oberlippe ist die unterste, wie gesagt, mit einem Ausführungsgang versehen, der an der Innenseite kurz vor der Kaufläche der Mandibel mündet. Da diese großen Zellen in so engem Zusammenhang stehen, so ist es wohl möglich, daß der eben erwähnte Gang als gemeinsamer Ausführungsgang für die Gruppe dient. Ueber

Zellen in dem der Mundöffnung vorausgehenden Teil der Oberlippe gesondert werden können. Die erstere entsendet einen langen, dünnen Ausführungsgang nach vorn, welcher an großen Exemplaren mehrfache Biegungen macht und jedenfalls das Sekret vor dem Munde ausfließen läßt“ (CLAUS 13, p 380). Meine Beschreibung ist von diesen Angaben insofern verschieden, als ich nur bei den großen Zellen einen Ausführungsgang finde.

die physiologische Bedeutung dieses Sekrets kann ich nichts Sicheres angeben, es läßt sich aber nach der Lage denken, daß es sich hier um eine Speicheldrüse handelt, da das Sekret gerade vor dem Munde ausfließt. Im transversalen Schnitt (Fig. 22) sieht man die kleineren proximalen Zellen eng an der chitinigen Cuticula anliegen, wodurch es zweifellos erscheint, daß diese einfach als modifizierte Epidermiszellen zu betrachten sind. Ferner ist zu vermuten, daß diese Zellen als Ersatzzellen angesehen werden können, d. h. sie werden die größeren Zellen ersetzen, wenn diese etwa nach längerer Sekretionsthätigkeit zu Grunde gehen.

In vergleichender Hinsicht will ich bemerken, daß solche Zellen in der Oberlippe bei vielen Crustaceen gefunden wurden, wie schon LEYDIG (33, p. 48) betont hat. Ich verweise besonders auf den Befund bei jungen Branchipus (CLAUS 11, 17); ferner bei dem Nauplius von Lepaden, wo nach CHUN (9) auch eine obere und eine untere Zellengruppe vorhanden ist.

Im Kopf des Simocephalus, an der dorsalen Wand anliegend, fand ich eine große mediane Drüsenzelle, welche meines Wissens noch nicht beschrieben ist. Sie liegt dicht unter der Cuticula zwischen den Leberhörnchen und dem vorderen Ende des Mitteldarms (Fig. 6). Im histologischen Bau stimmt sie vollständig mit einer solchen Drüsenzelle überein, wie sie in der Oberlippe liegen. Man sieht an der Figur einen großen, beckenförmigen Kern und bemerkt im Zellkörper eine rundliche Drüsenmasse, bei welcher aber kein Ausführungsgang zu erkennen war.

Ich gehe nun zu denjenigen Zellen über, welche ich als Bindegewebszellen oder Fettzellen auffasse. Dieselben sind im Aussehen auf gefärbten Schnitten den Drüsenzellen sehr ähnlich, und war ich manchmal geneigt, sie für Drüsenzellen zu halten<sup>1)</sup>. Da sie aber am lebenden Tier stark lichtbrechende Tröpfchen enthalten, welche offenbar aus Fett oder sonst einem Reservestoff bestehen, so schließe ich mich der Ansicht der Autoren an, welche diese Zellen als Fettzellen ansehen. Die Kerne dieser Zellen sind groß, von kugelförmiger Form und enthalten dunkle Körnchen, welche ich wie bei den Drüsenzellen als Chromatin auffasse; in jedem Kern liegt ein großer, dunkel gefärbter Nucleolus

---

1) Bekanntlich sind bei vielen anderen Crustaceen (Branchipus, Phronima etc.) Drüsenzellen in den Beinen gefunden worden, so daß das Vorhandensein von Drüsenzellen in den Beinen auch hier von vornherein einige Wahrscheinlichkeit hatte.



(Fig. 24 *b. gb. z*). Der Zellkörper färbt sich stark und zeigt auf den Schnitten runde Hohlräume von verschiedener Größe, welche den am lebenden Tier sichtbaren Fetttröpfchen entsprechen.

Die Lage und Verteilung der Fettzellen im Körper ist keineswegs regelmäßig, doch läßt sich darüber folgendes sagen. Besonders häufig kommen sie in der Basis der Beine vor (Fig. 24), ferner sind sie in Gruppen zusammenhängend im Körper zerstreut. Sie liegen meist ventral, obgleich zuweilen auch auf dem Niveau des Darmkanals oder noch höher oben. Sehr oft kommt es zur Bildung von Zellensträngen, wie CLAUS (17, p. 23) bei *Branchipus* betont hat; diese verlaufen in die Beine hinein oder ziehen sich hier und da seitlich neben dem Darm hoch hinauf. Zuweilen legen sich die Zellen direkt an die Cuticula an (Fig. 24), sonst sind sie vermittelt irregulärer Fortsätze miteinander und mit den benachbarten Organen oder mit der Haut verbunden. Selbst in der Basis der Kiemensäckchen treffen wir einige dieser Zellen, was schon CLAUS (13, p. 371) beschrieben hat, und was noch früher von LEYDIG gesehen und abgebildet worden ist (Taf. I, Fig. 12).

In seiner Arbeit über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* (17, p. 23) hat CLAUS den mesodermalen Ursprung dieser Zellen feststellen können und hat dieselben schon in dem Naupliusstadium gefunden. Ueber die Funktion der Zellen sind wir immer noch sehr im Dunkeln. Alle Autoren betonen die überaus variierende Gestalt, welche hauptsächlich auf dem Ernährungszustande zu beruhen scheint. Aus eigener Erfahrung kann ich dem zustimmen; denn die Tiere, die ich im Laboratorium lange Zeit lebendig erhalten habe, zeigten lebend fast gar nichts von den Zellen, während diese bei neugefangenen Tieren durch die in ihnen enthaltenen Tropfen sehr auffallend waren. Wir können denken, daß die Fettsubstanz, aus diesen Zellen gelöst, zur Bildung des Dotters benutzt wird.

Der sog. Fettkörper kommt bei sehr vielen Crustaceen vor, obgleich der Ausbildungsgrad höchst variabel ist. Er läßt sich wahrscheinlich auch homologisieren mit den gleichartigen Gebilden, die bei den Spinnen und Insekten bekannt sind.

**Das Haftorgan.** Wie aus den Beobachtungen der früheren Autoren hervorgeht, ist das Haftorgan bei den Crustaceen weit verbreitet, aber in verschiedenartiger Ausbildung. GROBBEN (22, p. 56) fand dasselbe bei *Estheria* und *Limnetis*, außerdem aber auch bei Larven von Copepoden und sogar bei höheren

Crustaceen, z. B. *Euphausia*; er bezeichnet dasselbe als Nackenorgan. LEYDIG, CLAUS u. A. haben das Organ bei verschiedenen Cladoceren beschrieben. Wenn wir dieses Organ bei *Simocephalus* mit demjenigen bei *Sida* vergleichen, so können wir kaum bezweifeln, daß wir es mit einem modifizierten und stark reduzierten Gebilde zu thun haben. Diese Meinung hat auch CLAUS ausgesprochen, als er die komplizierten Verhältnisse bei *Sida* beschrieb, wo ein unpaares Organ und ein paariges zusammen existieren und eine deutliche Absonderung von Kittsubstanz an denselben stattfindet<sup>1)</sup>.

Ueber das Organ bei *Simocephalus* schreibt LEYDIG: „Betrachtet man ein Tier, das die Seitenlage gewählt hat, fragliches Organ demnach in der Profilansicht uns zukehrt, so zeigt es sich als ein kleines, der Haut angeheftetes Beutelchen, aus Längszellen bestehend.“ Bei abgetöteten Tieren fand er bei der Ansicht von oben „3 in einer Querlinie liegende Höcker, wovon aber jeder wieder eine Vertiefung zu haben scheint, und alle 3 sind verbunden durch eine Leiste, die ebenso dunkel gerandet (oder chitinisirt) ist, wie die Höcker selber“. CLAUS (13, p. 385), welcher nur von der äußerlichen Erscheinung spricht, sagt: „Ich finde an dem querovalen, fast sattelförmig vorspringenden Chitin-felde 3 kleine Chitinringe der Quere nach durch eine Leiste verbunden, bald sind dieselben einfach, bald doppelt.“

An die Angaben beider Autoren kann ich mich bis zu einem gewissen Grade anschließen<sup>2)</sup>. Der ziemlich breite, eben vor dem Herz gelegene Höcker hat im Inneren längliche Zellen, die in Sagittalschnitten am besten zu sehen sind (Fig. 6 und 6a) und

1) Es mag hier auch die bezügliche Stelle aus C. CLAUS, Grundzüge der Zoologie (4. Aufl., Marburg 1880, p. 530) angeführt werden. „Die Nackendrüse, deren Anlage zwar allgemein im Embryo nachweisbar ist, gelangt bei den Cladoceren nur in wenigen Fällen zur weiteren funktionsfähigen Ausbildung. Den mächtigsten Umfang erreicht dieselbe am Körper einzelner Polyphemiden (*Evdane*, *Podon*) und erscheint hier in Gestalt einer saugnapffähnlichen Scheibe; es ist ein flächenartig angeordneter Komplex von Drüsenzellen, deren klebriges Sekret zur zeitweiligen Fixierung des Körpers an festen Gegenständen benutzt wird.“

2) Auch DOHRN (20, p. 291) hat das Haftorgan von *Simocephalus* beschrieben und abgebildet; er bemerkte bei Embryonen, in der Ansicht von oben, daß das Haftorgan aus „zwei bohnenförmigen Zellenhaufen im Innern“ besteht. Seine übrigen Angaben kann ich nicht mit meinen Beobachtungen vereinigen.

welche ich als drüsig umgewandelte Epidermiszellen auffasse<sup>1)</sup>. Rechts und links von der Medianlinie merkt man eine Einstülpung des Chitins, in welcher allem Anschein nach eine Kommunikation zwischen den genannten Zellen und der Oberfläche besteht (Fig. 6a). Der Sagittalschnitt Fig. 6a zeigt unter der Einstülpung 2 längliche Zellen, wahrscheinlich Drüsenzellen, mit ziemlich großen Kernen und hellem Inhalt; diese haben als Begleiter einige dunklere Zellen, die ebenfalls etwas länglich ausgezogen sind. Zwischen den beiden Einstülpungen, also median, ist eine Furche in dem Chitin, durch welche die bilaterale Symmetrie des Organs deutlich ausgesprochen ist (Fig. 2). In der sagittalen Schnittserie läßt sich das Organ durch etwa 8 Schnitte verfolgen. Im transversalen Schnitt ist der bilaterale Bau sehr auffallend (Fig. 2), das Organ ist aber nur in 3 oder 4 Schnitten zu sehen, da dasselbe in longitudinaler Richtung nicht so breit ist wie in transversaler Richtung. Von irgend einer abgesonderten Kittsubstanz habe ich nichts gesehen, und ich kann hinzufügen, daß ich die Tiere nie mittelst dieses Organs sich festheften sah<sup>2)</sup>. — Bei diesem Bau des Organs ist es wohl begreiflich, daß die oben genannten Autoren von 3 in querer Richtung liegenden Höckern oder Chitinringen gesprochen haben, denn ich sehe auf den Querschnitten 2 seitliche Höcker, und die zwischenliegende Rinne kann wohl bei der Ansicht von oben als ein drittes Gebilde ähnlicher Art angesehen worden sein.

Bei dem Vergleich mit *Sida* bin ich der Ansicht, daß die beiden seitlichen Höcker des *Simocephalus* den beiden Hälften des unpaaren Organs von *Sida* entsprechen (vergl. CLAUS, 13, Taf. 26, Fig. 11).

### Die Schalendrüse.

Von der Schalendrüse habe ich nur wenig zu sagen. Dieses Organ hat bei den Daphniden schon durch CLAUS (12) eine ziemlich ausführliche Darstellung erfahren, und ich habe nicht viel

---

1) Ähnlich ist das Bild, welches GROBBEN (22, Fig. 76) für *Euphausia* gegeben hat.

2) Ich habe an der Zeichnung zwei übereinander liegende Chitinschichten gezeichnet, von welchen nur die untere die trichterförmigen Einsenkungen zeigt. Ob die doppelte Chitinschicht auf eine Häutung hindeutet, vermag ich nicht sicher zu sagen.

hinzuzufügen. Die Verhältnisse bei *Simocephalus* bildet CLAUS in seiner Figur 5 ab. Die Schalendrüse besteht aus einer sog. Endblase, von welcher ein Kanal abgeht, der eine Schlinge nach vorn und oben und eine Schlinge nach hinten und unten bildet und schließlich unter der Endblase in den Innenraum der Schale ausmündet. Was nun die Histologie anbelangt, so giebt CLAUS an, daß die Epithelien in der Endblase und in dem davon ausgehenden Kanal verschieden seien. In der Endblase besteht das Epithel aus secernierenden Zellen, die etwas kugelig in das Lumen vorspringen. In dem gewundenen Kanal sind die Zellen flacher, doch findet auch hier eine Sekretion statt und teilweise, besonders in der Endschleife kurz vor dem Ausführungsgang, sind auch die Zellen wieder größer und etwas vorgewölbt. Auf Grund meiner Schnittserien kann ich die Angaben von CLAUS bestätigen. Die Natur des Epithels stimmt mit der Beschreibung von CLAUS überein. Freilich fand ich das Epithel der Endblase von dem Epithel des Kanals nicht so sehr verschieden, als ich erwartet hatte.

---

### Nachtrag.

Während des Druckes bin ich auf eine erst kürzlich erschienene Mitteilung von W. K. SPENCER über die Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden aufmerksam geworden, die ich hier noch berücksichtigen möchte<sup>1)</sup>.

SPENCER hat mittelst Schnittserien den vorderen Teil des Nervensystems bei *Branchipus* und *Artemia* sowie bei Larven von *Estheria*, *Branchipus* und *Apus* klarzustellen versucht. Ueber die viel bestrittene Frage der Verlagerung der 1. Antenne und ihres Ganglions nach vorn drückt er sich nicht bestimmt aus, erwähnt allerdings verschiedene Thatsachen, welche sich darauf beziehen. Er findet die unteren Schlundganglien stets durch zwei Querkommissuren miteinander verbunden. — Die Arbeit enthält auch eine Beschreibung des frontalen Sinnesorgans von *Branchipus* und *Artemia*.

---

1) W. K. SPENCER, Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden, nebst Bemerkungen über deren Frontalorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXI, 1902, p. 508.



### Litteratur-Verzeichnis.

- 1) BAIRD, W., The Natural History of the British Entomostraca, London, Ray Society, 1850.
- 2) BETHE, A., Das Centralnervensystem von *Carcinus maenas*. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895; Bd. L, 1897; Bd. LI, 1898.
- 3) BIEDERMANN, W., Ueber den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. Biolog. Centralblatt, Bd. XXI, 1901.
- 4) — Ueber die Bedeutung von Krystallisationsprozessen bei der Bildung der Skelete wirbelloser Tiere, namentlich der Mollusken-schalen. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. I, 1902, p. 154.
- 5) BUMPUS, The median eye of adult Crustacea. Zool. Anz., Bd. XVII, Jahrg. 1894, p. 176.
- 6) BÜTSCHLI, O., Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898.
- 7) CARLTON, The brain and optic ganglion of *Leptodora hyalina*. Anat. Anz., Bd. XIII, 1897.
- 8) CARRIÈRE, J., Die Sehorgane der Tiere, München und Leipzig 1885.
- 9) CHUN, C., Die Nauplien der Lepaden. Bibliotheca Zoologica, Bd. VII, 1896.
- 10) CLAUS, C., Ueber *Evadne mediterranea* etc. Würzburger naturwiss. Zeitschr., Bd. III, 1862.
- 11) — Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*. Abhandl. d. Königl. Gesellsch. d. Wissenschaft, Göttingen 1873.
- 12) — Die Schalendrüse der Daphnien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV, 1875, p. 165.
- 13) — Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII, 1876.
- 14) — Zur Kenntniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. der K. K. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. XXXVII, Wien 1877.
- 15) — Der Organismus der Phronimiden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. II, 1879.
- 16) — Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. VI, 1885, p. 8.
- 17) — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. VI, 1886.
- 18) — Das Medianauge der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. IX, 1891.

- 19) CUÉNOT, Sur la physiologie de l'Ecrevisse. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, T. CXVI, 1893, p. 1257.
- 20) DOHRN, A., Die Schalendrüse und die embryonale Entwicklung der Daphnien. Jenaische Zeitschr., Bd. V, 1870, p. 277.
- 21) FISCHER, S., Ueber die in der Umgebung von St. Petersburg vorkommenden Crustaceen aus der Ordnung der Branchiopoden und Entomostraceen. Mémoires présentés à l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg, T. VI, 1851, p. 159.
- 22) GROBBEN, K., Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. II, 1879.
- 23) GRUBE, A. E., Bemerkungen über die Phyllopoden, nebst einer Uebersicht ihrer Gattungen und Arten. Arch. f. Naturgesch., Bd. XIX, 1853.
- 24) GRUTHUISEN, FR. V. P., Ueber die *Daphnia sima* und ihren Blutkreislauf. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Bonn, T. XIV, 1828, p. 397.
- 25) JURINE, L., Histoire des Monocles etc., Genève 1820.
- 26) KLUNZINGER, Beiträge zur Kenntnis der Limnadiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, 1864, p. 139.
- 27) — Einiges zur Anatomie der Daphniden etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, 1864, p. 165.
- 28) KRIEGER, Ueber das Centralnervensystem des Flußkrebsses. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIII, 1880, p. 527.
- 29) LANKESTER, E. RAY, On the Primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of Genealogical Classification of Animals, and on the Origin of Vascular and Lymph Systems. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. XI, Fourth Series, 1873.
- 30) — Observations and Reflections on the Appendages and on the Nervous System of *Apus cancriformis*. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXI, 1881.
- 31) LÉREBOULLET, Mémoire sur les Crustacés de la famille des Cloportides qui habitent les environs de Strasbourg. Mem. d. l. Soc. du Mus. d'hist. nat. de Strasbourg, T. IV, 1850.
- 32) LEYDIG, F., Ueber *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. III, 1851, p. 280.
- 33) — Naturgeschichte der Daphniden, Tübingen 1860.
- 34) LIÉVIN, Die Branchiopoden der Danziger Gegend. Neueste Schriften der Naturforsch. Gesellsch. in Danzig, Bd. IV, 2, 1848.
- 35) LILJEBORG, W., Om de inom Skane förekommande Crustaceer af ordningarne Cladocera Ostracoda och Copepoda. Lund 1853.
- 36) LUBBOCK, J., An Account of the two Methods of Reproduction in *Daphnia*, and of the Structure of the Ephippium. Phil. Trans., 1857, p. 79.
- 37) MAYER, PAUL, Carcinologische Mitteilungen. Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel, Bd. II, 1881, p. 197.
- 38) MÜLLER, G. W., Flora und Fauna des Golfes von Neapel: Ostracoden, 1894.
- 39) MÜLLER, O. F., Zoologiae danicae Prodrömus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum, Havniae 1776.

- 40) MÜLLER, O. F., *Entomostraca seu insecta testacea*, Lipsiae et Havniae 1785.
  - 41) MÜLLER, P. E., *Danmarks Cladocera*, Kjöbenhavn 1867.
  - 42) PELSENER, P., *Observations on the nervous system of Apus*. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. XXV, 1885.
  - 43) RAMDOHR, K. A., *Beiträge zur Naturgeschichte einiger deutschen Monoculusarten*, Halle 1805.
  - 44) ROBINSON, *On the Nauplius eye persisting in some Decapods*. Quart. Journ. Micr. Sci., 1892.
  - 45) SAINT-HILAIRE, *Sur la résorption chez l'écrevisse*. Bull. Acad. R. Belgique, (Sér. 3) T. XXIV, 1892, p. 506.
  - 46) SAMASSA, P., *Untersuchungen über das Centralnervensystem der Cladoceren*. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891, p. 100.
  - 47) SARS, G. O., *Norges Ferskvandkrebssdyr: I. Cladocera Ctenopoda*, Christiania 1865.
  - 48) SCHÄFFER, J. C., *Die grünen Armpolypen etc.*, Regensburg 1755.
  - 49) SCHÖDLER, J. E., *Ueber Acanthocercus rigidus etc.* Arch. für Naturgesch., Bd. XII, 1846, p. 301.
  - 50) — *Carcinologische Beiträge: Die Branchiopoden der Umgegend von Berlin*. Jahresbericht über die Louisenstädtische Realschule, 1858.
  - 51) SPANGENBERG, FR., *Das Centralnervensystem von Daphnia magna und Moina rectirostris*. Habilit.-Schr., München 1877.
  - 52) — *Bemerkungen zur Anatomie der Limnadia Hermannii*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, Suppl., 1878, p. 474.
  - 53) STRAUS, H., *Mémoire sur les Daphnia, de la classe des Crustacés*. Mémoires du Muséum d'hist. nat., T. V, VI, VII, 1819—20.
  - 54) WEISMANN, A., *Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIV, 1874.
  - 55) — *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden*. 7 Abhandlungen, Leipzig 1876—79. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII, XXVIII, XXX Suppl. u. XXXIII.
  - 56) YERKES, R. M., *Reaction of Entomostraca to stimulation by light*. Amer. Journ. Physiol., Vol. III, 1899, p. 157.
  - 57) — *Reaction of Entomostraca to stimulation by light: II. Reactions of Daphnia and Cypris*. Amer. Journ. Physiol., Vol. IV, 1900, p. 405.
  - 58) ZADDACH, E. G., *De apodis cancriformis SCHAEFF. anatome et historia evolutionis*. Dissertatio inaug. etc., Bonnae 1841.
  - 59) — *Synopseos Crustaceorum Prussicorum Prodromus*, Regiomonti 1844.
  - 60) ZENKER, W., *Physiologische Bemerkungen über die Daphnoiden*. MÜLLER's Archiv, 1851, p. 112.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenverzeichnis.

- |  |   |
|--|---|
| <i>ab. m</i> Abductor-Muskel.                        | <i>l. obl</i> Levator der Oberlippe.                |
| <i>ad. m</i> Adductor-Muskel.                        | <i>m. a</i> Medianaugen.                            |
| <i>a. g</i> Ausführungsgang.                         | <i>m. ant. 2</i> Muskeln der 2. Antenne.            |
| <i>ant. 1</i> 1. Antenne (Riechantenne).             | <i>md</i> Mandibel.                                 |
| <i>ant. 2</i> 2. Antenne (Ruderantenne).             | <i>m. d</i> Mitteldarm.                             |
| <i>b. gb. z</i> Bindegewebszellen.                   | <i>mx</i> Maxille.                                  |
| <i>b. g. k</i> Bauchganglienkette.                   | <i>m. z. a</i> Muskeln des zusammengesetzten Auges. |
| <i>b. r</i> Bauchrinne.                              | <i>n. a</i> Augennerven.                            |
| <i>br. r</i> Brutraum.                               | <i>n. ant. 1</i> Antennarius I.                     |
| <i>c. n</i> centrale Neuropilmasse.                  | <i>n. ant. 2'</i> Antennarius II major.             |
| <i>d</i> Darm.                                       | <i>n. ant. 2''</i> Antennarius II minor.            |
| <i>d. oe</i> Dilatatores oesophagi.                  | <i>n. f 1—5</i> Nerven der 5 Beinpaare.             |
| <i>d. m</i> dorsale Längsmuskeln.                    | <i>n. ma</i> Nerv zum Medianaugen.                  |
| <i>drz</i> Drüsenzelle.                              | <i>n. md</i> Mandibelnerv.                          |
| <i>dt</i> Dotter.                                    | <i>n. mx</i> Maxillennerv.                          |
| <i>d-v. m</i> dorso-ventrales Muskelband.            | <i>n. mx'</i> Nerv zur 2. Maxille.                  |
| <i>e. d</i> Enddarm.                                 | <i>n. o</i> Nackenorgan.                            |
| <i>einst</i> Einstülpung des Oesophagus in den Darm. | <i>n. obl</i> Oberlippennerv.                       |
| <i>f 1—5</i> die 5 Beine.                            | <i>n. teg</i> Tegumentarius.                        |
| <i>fr. h</i> Franzenhaare an der Schale.             | <i>obl</i> Oberlippe.                               |
| <i>furc</i> Furca (Endhaken).                        | <i>oe</i> Oesophagus.                               |
| <i>g</i> Gehirn.                                     | <i>o. kk</i> obere Kopfkante.                       |
| <i>g. f 1—5</i> Ganglien der 5 Beinpaare.            | <i>ov</i> Ovarium.                                  |
| <i>g. gz</i> Große Ganglienzelle.                    | <i>p. g</i> proximale Gruppe von Oberlippendrüsen.  |
| <i>g. md</i> Mandibलगanglion.                        | <i>prc. n</i> präcentrale Neuropilmasse.            |
| <i>g. mx</i> Maxillलगanglion.                        | <i>ptc. n</i> postcentrale Neuropilmasse.           |
| <i>g. n. obl</i> Ganglion des Oberlippennerven.      | <i>ptl. n</i> postlaterale Neuropilmasse.           |
| <i>g. o</i> Ganglion opticum.                        | <i>sc</i> Schlundkommissur.                         |
| <i>g. s-o</i> subösophageales Ganglion.              | <i>sch</i> Schale.                                  |
| <i>h</i> Herz.                                       | <i>sek</i> Sekret.                                  |
| <i>h. o</i> Haftorgan.                               | <i>s. f</i> Seitenfalte.                            |
| <i>k</i> Kern.                                       | <i>v. m</i> ventrale Längsmuskeln.                  |
| <i>k. drz</i> Kopfdrüsenzelle.                       | <i>z. a</i> zusammengesetztes Auge.                 |
| <i>l</i> Leberhörnchen.                              |   |
| <i>l. n</i> laterale Neuropilmasse.                  |   |



## Tafel XXIV.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf erwachsene Weibchen und einige Embryonen von *Simocephalus sima* O. F. MÜLL.

Fig. 1. Uebersichtsbild der Organisation eines *Simocephalus*-Weibchens, von der Seite gesehen. Das Centralnervensystem ist in seiner natürlichen Lage eingezeichnet. Vergr. 65.

Fig. 2. Das Haftorgan im Querschnitt. Die seitlich gelegenen Muskeln sind die Abductoren der 2. Antennen. Vergr. 400.

Fig. 3. Die linke Maxille. Vergr. 400.

Fig. 4. Ein *Simocephalus* in der charakteristischen Anheftungsstellung gezeichnet. Die Pfeile geben die Richtung der Wasserströmung in der Schale an.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch die Oberlippengegend etwas seitlich von der Mittellinie, um die Oberlippendrüsen nebst dem Ausführungsgang derselben zu zeigen. Aus einigen aufeinander folgenden Schnitten kombiniert. Vergr. 200.

Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch die Kopfgegend bis zum vorderen Ende des Brutraumes. Eine der Mandibeln ist ein wenig angeschnitten (*md*). Die median gelegene Kopfdrüsenzelle (*k. drz*) und das Haftorgan (*h. o*) kommen zur Ansicht. Vergr. 200.

Fig. 6a. Haftorgan in Sagittalschnitt, einige Schnitte weiter seitlich getroffen. Vergr. 200.

Fig. 7. Stück der Mitteldarmwand, sagittal getroffen, um die Muskelringe zu zeigen. Vergr. 400.

Fig. 8. Querschnitt durch die 7. Querkommissur der Bauchganglienkeite. Man bemerkt die bogenförmige Krümmung, welche durch die Bauchrinne bedingt ist. Vergr. 400.

## Tafel XXV.

Fig. 9. Schema des Centralnervensystems, von oben gesehen, durch Messungen aus einer transversalen Schnittserie rekonstruiert und durch Vergleich mit dem Plattenmodell kontrolliert. Vergr. 200.

Fig. 10. Plattenmodell des Centralnervensystems: Seitenansicht. Die Querkommissuren sind punktiert angegeben, aber die feineren Kommissuren wurden im Plattenmodell nicht dargestellt. Vergr. 200.

Fig. 11. Plattenmodell des Centralnervensystems, von unten gesehen (vergl. Fig. 10). Vergr. 200.

Fig. 12. Querschnitt durch den Kopf in der Gegend des Nackensinnesorgans. Die charakteristischen Sinneszellen, die etwas schräg getroffen sind, liegen gerade oberhalb der Leberhörnchen. Vergr. 340.

Fig. 12a. Seitlich gelegene Zelle desselben Sinnesorgans, annähernd sagittal getroffen. Vergr. 340.

Fig. 13. Querschnitt durch die subösophagealen Ganglien, die Ganglien der Oberlippennerven und den zugehörigen Mundnervending etc. Die Muskeln sind die vorn und hinten gelegenen Dila-

tatores oesophagi (*d. oe*). Das Bild ist aus 4 aufeinander folgenden Schnitten zusammengesetzt. Vergr. 400.

Fig. 14. Schema des Gehirns in Seitenansicht. Die punktierte Linie bezeichnet die Kontur des Medianschnittes und die Punkte im Ganglion opticum die Faserverbindungen zwischen den beiden Hälften. Die Richtung, in welcher die photographierten Schnitte (Fig. 15—19) durch das Gehirn gehen, ist durch die horizontalen und vertikalen Striche angegeben. Vergr. 280.

Fig. 15 u. 16. Querschnitte durch das Gehirn und das Medianauge, aus einer Querschnittserie ausgewählt. Die Lage der Schnitte ist an Fig. 14 eingezeichnet. Fig. 16 liegt einige Schnitte hinter Fig. 15. Nach photographischen Aufnahmen. Vergr. 280.

Fig. 17, 18, 19. Horizontale Schnitte durch das Gehirn und das Ganglion opticum, aus einer Horizontalschnittserie ausgewählt. Die Lage der Schnitte ist an Fig. 14 eingezeichnet. Im obersten Schnitt (Fig. 17) ist der Oesophagus (*oe*) noch als geschlossenes Rohr getroffen, während bei den beiden anderen (Fig. 18, 19) die Mandibeln (*md*) angeschnitten sind. Nach photographischen Aufnahmen. Vergr. 280.

#### Tafel XXVI.

Fig. 20. Horizontalschnitt durch einen ziemlich weit entwickelten Embryo, das Bauchmark der Länge nach treffend. Die rechte Seite des Schnittes liegt etwas höher als die linke. Man erkennt auch, daß das zusammengesetzte Auge aus zwei Hälften besteht. Vergr. 400.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch einen etwas jüngeren Embryo. Man beachte die relative Länge des Bauchmarks, die Größe der Oberlippe und die Beziehung zwischen Ganglion opticum und Gehirn. Nach einer photographischen Aufnahme. Vergr. 240.

Fig. 22, 23, 24. Querschnitte durch ein erwachsenes Weibchen, aus einer Querschnittserie ausgewählt. Vergr. 150.

Fig. 22. Querschnitt durch den Kopf an der Ansatzstelle der Ruderantennen. Zu bemerken sind die vorspringenden oberen Kopfkanten (*o. kk*). Vergr. 150.

Fig. 23. Querschnitt durch die Gegend des 3. Beinpaares. Das Herz ist oben quergetroffen und auf der rechten Seite zieht sich ein Nerv vom Bauchmark in das Bein hinein. Vergr. 150.

Fig. 24. Querschnitt durch die Gegend des 5. Beinpaares. Im Brutraum liegen 2 quergetroffene Embryonen. Zu beachten sind die Seitenfalten (*s. f*), die zum Verschuß des Brutraumes dienen. Vergr. 150.

Fig. 25. Querschnitt durch die Maxillen. Die Maxillenganglien und deren Kommissur sowie ein abgehender Nerv sind getroffen. Vergr. 200.

# Biologische Analogien bei schwimmenden p-Nitrotoluol-Kügelchen.

Von

**P. Bachmetjew,**

Professor an der Hochschule zu Sophia (Bulgarien).

---

In meiner Abhandlung: „Ueberkältungs-Erscheinungen bei schwimmenden Nitrotoluol-Kügelchen“<sup>1)</sup> behielt ich mir das Recht vor, in einer anderen Abhandlung die biologischen Analogien zu betrachten, welche aus Unterkältungs-Erscheinungen der p-Nitrotoluol-Kügelchen hervorgehen.

Indem ich diese biologischen Analogien hier nur bei p-Nitrotoluol betrachte, bin ich weit davon entfernt zu behaupten, daß sie nur bei diesem Stoffe zur Beobachtung gelangen; im Gegenteil, man kann mit großer Sicherheit behaupten, daß auch alle anderen Stoffe, welche Unterkältungs-Erscheinungen zeigen, ähnliche Analogien besitzen. p-Nitrotoluol wurde hier deshalb genommen, weil seine Unterkältungs-Erscheinungen von mir besser studiert worden sind als die anderer Stoffe<sup>2)</sup>.

Biologische Analogien, welche bei unorganisierten Körpern, hauptsächlich bei Krystallen, beobachtet werden, bemerkten verschiedene Forscher bereits seit langer Zeit. Ich will hier einige derselben erwähnen, wobei ich mir erlaube, bei der Auseinandersetzung biologische Ausdrücke zu benützen.

---

1) Mémoir. de l'Acad. Imp. des Scien. de St. Pétersbourg, VIII. Sér., T. X, No. 7, 63 pag., 1900. — Auch bulgarisch in: Arbeiten der bulgarischen Naturforscher-Gesellsch., Bd. I, p. 117—173, Sophia 1900.

2) Unterkältung der Flüssigkeiten. In: Journ. russ. phys.-chem. Gesellsch., Bd. XXXII, p. 218—241, 1900. Fortsetzung im Druck (1903).

Erstens werden Krystalle „fortgepflanzt“. Diese Fortpflanzung geschieht auf zwei Weisen: entweder mittelst eines „Embryos“ oder einfach durch „generatio spontanea“.

Die „Fortpflanzung“ der Krystalle mittelst „Embryonen“ beobachtet man folgendermaßen:

In eine unterkühlte Flüssigkeit bringt man ein Krystallstückchen von derselben Substanz; die ganze Flüssigkeit verwandelt sich darauf sehr rasch in eine krystallinische Masse. Die kleinste Menge dieser Substanz, welche noch imstande ist, diesen „Keim“ zu repräsentieren, ist von W. OSTWALD <sup>1)</sup> bestimmt worden. Er fand, daß die kleinste Größe dieses „Keims“, welches die Krystallisation einer unterkühlten Flüssigkeit hervorrufen kann, 0,00006 mm<sup>3</sup> beträgt. Bei noch geringeren Dimensionen befindet sich dieser „Keim“ nicht mehr in festem Aggregatzustande und wirkt deshalb nicht.

Wie bei Tieren und Pflanzen kann eine „Befruchtung“ nur zwischen Individuen einer und derselben Art stattfinden, und nur in einigen wenigen Fällen kann die Nachkommenschaft durch die Kreuzung zweier verschiedener Arten entstehen; so krystallisiert eine unterkühlte Flüssigkeit nur durch Berührung mit einem „Embryo“ derselben Substanz. Die der „Kreuzung“ analoge Erscheinung wird zuweilen auch bei der Krystallisation beobachtet. Meta-Chlornitrobenzol verwandelt sich in unterkühltem Zustande in Krystalle, wenn man in diese Flüssigkeit ein Kryställchen von Meta-Bromnitrobenzol bringt; dieses findet aber nicht statt, wenn zu diesem Zwecke Krystalle von Para-Chlornitrobenzol oder Para-Bromnitrobenzol verwendet werden. (OSTWALD).

„Generatio spontanea“ der Krystalle findet statt wie folgt: Wenn man irgend eine Flüssigkeit unter ihren Erstarrungspunkt abkühlt oder, wie man sagt, dieselbe unterkühlt, was sehr leicht z. B. in Kapillarröhrchen zu erreichen ist, so erscheinen in dieser Flüssigkeit von selbst mikroskopische Kerne, um welche herum die Krystallisation weiter schreitet (G. TAMMANN) <sup>2)</sup>.

Ich führe hier eine Stelle aus der oben citierten Abhandlung von W. OSTWALD an. Nach Erwähnung von stabilen und labilen Krystallformen fährt er fort: „Vielleicht sichert es die Auffassung dieses Unterschiedes, wenn ich die oben gebrauchte biologische

1) Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. XXII, p. 289, 1897.

2) Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. XXV, p. 441, 1898.



Analogie umkehre und die Thatsache, daß unter den Lebewesen keine *Generatio spontanea* beobachtet ist, dahin kennzeichne, daß die auf der Erde vorkommenden Elemente und Verbindungen sich den lebenden Organismen gegenüber in metastabilem und nicht in labilem Zustande befinden. Sie können sich in diese nur unter der Bedingung umwandeln, daß ein gleichartiges Gebilde mit ihnen in Berührung kommt“ (p. 303).

Zweitens, die Krystalle „ernähren sich“ und „wachsen“.

Wenn man irgend einen Krystall in eine konzentrierte Lösung derselben Substanz bringt, so nimmt sein Volumen zu, indem der Krystall den zu seinem Wachstum nötigen Stoff aus der Lösung entnimmt. Dabei behält er seine Symmetrie, wie es z. B. bei Tieren beobachtet wird.

Die interessanteste Erscheinung, welche bei Krystallen beobachtet wird, ist die „Ausheilung“ seiner Wunden.

Ist ein Krystall so abgedreht, daß er die Form einer Kugel bekommt, so erhält er in einer Lösung derselben Substanz wieder die ursprüngliche Form, nur sein Volumen wird dabei natürlich größer. Dieselbe Erscheinung wird auch bei anderen künstlichen Formen, welche dem Krystalle mitgeteilt werden, beobachtet.

Verschiedene Forscher äußern sich über diese Erscheinung wie folgt:

O. LEHMANN<sup>1)</sup> sagt: „Es ist merkwürdig, daß hierbei die Bruchflächen mit ihren vertieften Stellen und einspringenden Winkeln weit rascher wachsen als die übrigen Stellen der Krystalloberfläche, so daß man in Versuchung kommen kann, darin einen ähnlichen Prozeß zu finden, wie er beim Ausheilen einer Wunde beim tierischen oder pflanzlichen Organismus stattfindet“ (p. 309).

„Der verletzte Teil wächst weit schneller und die ursprüngliche Gestalt, zwar nicht der Größe, aber doch der Lage nach, stellt sich so vollständig wieder her, daß man diesen Prozeß mit der Reproduktion bei organischen Körpern vergleichen und dem Krystall ein unmittelbares Streben, sich zu ergänzen, zugeschrieben hat“ (FRANKENHEIM 1860)<sup>2)</sup>.

Bemerkenswert sind die Worte von FR. SCHARFF<sup>3)</sup> (1876): „Die Krystalle werden noch als unorganische Körper von den organischen geschieden, diesen wird ein eigentümliches Leben zu-

1) Molekularphysik, Bd. I, Leipzig 1888.

2) Ibid., p. 309.

3) LEHMANN, Molekularphysik, Bd. I, p. 309.

geschrieben, jene auch als tote Körper bezeichnet. Bei dem langsamen Wachsen derselben ist es sehr schwierig, eine Selbstthätigkeit zu bemerken und nach Erscheinungen, welche bei künstlich gebildeten Krystallen sich ergeben, glauben die meisten Forscher in dem Wachsen der Krystalle nur ein äußerliches Anschließen, Anfügen, Aggregieren von Teilchen erblicken zu dürfen. Wer aber unbefangen das Wachsen der Krystalle studiert, kann sich der Ueberzeugung nicht erwehren, daß auch die Krystalle ein eigen tümliches Leben haben, oder — wenn wir diese Bezeichnung lieber vermeiden — daß auch bei den Krystallen eine Selbständigkeit aufzufinden ist.“

In der letzten Zeit stellte A. RAUBER <sup>1)</sup> umfangreiche experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Krystalle an und kam zu dem Schlusse, daß die Entwicklung der Lebewesen analoge Erscheinungen bei Krystallen hat. Er sagt: „Man darf die Kluft zwischen dem Reiche der Anorganismen und dem der Organismen sich nicht so groß vorstellen, wie zwischen Himmel und Hölle, wo ein Uebertreten von dem einen in das andere Reich unter allen Umständen untersagt ist“ (p. 879).

Drittens, die Krystalle führen den „Kampf ums Dasein“.

FR. SCHARFF sagt: „Haben sich aus der abgelagerten Substanz andere Krystalle entwickelt, Krystalle derselben oder einer verschiedenen Art, so bemerken wir beim Fortwachsen ein wechselseitiges Bedrängen des jüngeren und des älteren Krystalls. Es ist derselbe Kampf, welchen wir auch in anderen Reichen der Natur beobachten können. Allein die Krystalle sitzen fest und müssen es abwarten, ob ihnen und wieviel Nahrung zugeführt wird. Fehlt diese dem aufsitzenden jüngeren Krystalle, so wird er vom älteren, dem besser genährten Stammkrystall, allmählich umschlossen“ <sup>2)</sup>.

Biologische Analogien sind nicht nur auf dem Gebiete der Krystallographie, sondern überhaupt bei dem unorganisierten Stoff, von CH. ED. GUILLAUME <sup>3)</sup> in der Rede, welche er bei der Eröffnung der schweizerischen Naturforscher-Gesellschaft in Neuen-

1) Die Regeneration der Krystalle. Erste Untersuchungsreihe, Leipzig 1895; zweite Untersuchungsreihe, Leipzig 1896. — Ein Résumé findet sich im Biolog. Centralbl. Bd. XVI, p. 865—879, 1896.

2) LEHMANN, Molekularphysik, Bd. I, p. 310.

3) La vie de la matière. Arch. scien. phys. et natur., T. IX, No. 2, p. 133—146, 1900.

burg (am 31. Juli 1899) hielt, beschrieben worden. Dieser Physiker setzt die zuweilen sehr beträchtlichen Verschiebungen fester Teilchen in einem festen Körper auseinander, den Kampf der gegebenen Körperform mit der Zugkraft und der Kälte um ihr Dasein, die thermische und mechanische Nachwirkung, die Phosphoreszenz, den Kampf des Chlorsilbers mit Licht etc. Zum Schlusse sagt er: „Nous voilà bien loin de la vie de la matière telle que nous l'avions envisagée en débutant. Cependant, le fait que nous avons vu passer, par une pente insensible et sans rencontrer une discontinuité, des propriétés de la matière inorganique isolée, au rôle qu'elle joue dans l'être vivant, nous montre, qu'il n'était pas téméraire, de nous appuyer sur les phénomènes relativement simples, étudiés dans la matière inerte pour mieux comprendre ceux que présente la matière vivante“ (p. 146).

Die Erscheinungen der Akkommodation und die elastische Nachwirkung, welche ich längere Zeit untersucht habe<sup>1)</sup>, führten mich zu einer Analogie auch in der psychischen Welt<sup>2)</sup>.

Ueber die Natur der Kräfte, welche die Krystallisation hervorrufen, sagt J. BERNSTEIN<sup>3)</sup>: „Erst wenn eine Substanz, in den festen Zustand übergehend, Krystallform annimmt, findet durch innere Kräfte eine Orientierung der Moleküle nach den drei Ordinaten des Raumes statt. Diese in der toten Natur wirkende formbildende Ursache, die Krystallisation, welche man von jeher als eine Vorstufe des organischen Bildungstriebes angesehen hat, ist aber auf andere als chemische Kräfte zurückzuführen.“

Die Erscheinungen bei anorganisierten Körpern, welche denjenigen in Organismen analog sind, wurden anfangs von Materialisten zur mechanischen Erklärung des Lebens verwertet; allein als von anderen Gelehrten wiederholt der Gedanke ausgesprochen wurde, daß physikalische und chemische Kräfte zur Erklärung von Funktionen eines lebenden Organismus nicht ausreichen, bekam

1) Die Anpassung der Moleküle. Herold der Physik, No. 191, p. 246—253, 1894 (russisch). — Die Nachwirkung in der physikalischen Welt. Herold der Physik, 8 p., 1894 (russisch). — Die Nachwirkung. Bulgar. Rundschau, Bd. II, No. 2, p. 77—83, 1894 (bulgarisch). — Ueber den Einfluß des umgebenden Mediums auf die elastische Nachwirkung. Journ. russ. phys.-chem. Gesellsch., Bd. XXVIII, p. 217—220, 1896.

2) Wie dressiert man die Moleküle? Physiko-psychisches Studium. Bulgar. Rundschau, Bd. II, No. 1, p. 61—64, 1894.

3) Vortrag a. d. 60. Naturf.-Vers. in Wiesbaden, 1887.

das Aufsuchen biologischer Analogien bei Anorganismen eine andere Bedeutung: auf die Tagesordnung wurde die Frage gestellt, ob eine so schroffe Scheidewand vorhanden sein darf, wie man sie früher zwischen dem Tier- und Pflanzenreiche einerseits und dem Reiche der Anorganismen andererseits annahm, oder ob es nicht rationeller wäre, nicht nur die Einheit des Stoffes und der Kräfte anzunehmen, sondern auch die Einheit des Lebens? Mit anderen Worten, es wurde die Frage aufgeworfen, ob die „lebende Kraft“ dem Stoffe nicht gerade so eigen wäre, wie demselben die mechanischen (molekularen) Kräfte eigen und von demselben untrennbar sind? Dann würde jedes Aether-Teilchen noch als Träger einer „Differenzial-Seele“ erscheinen, welche in diesem oder jenem Organismus zu einem Integral von großer oder geringer Intensität sich summiert.

Ohne hier auf die Details dieser Fragen einzugehen, welche den Gegenstand einer anderen Abhandlung bilden werden, begnüge ich mich zu sagen, daß bis jetzt noch von Niemandem eine brauchbare Definition des „Lebens“ gegeben wurde. Einen besonders starken Schlag erlitt die Definition des Lebens als Gärung (TARCHANOW<sup>1)</sup>) durch die neulich von E. BUCHNER<sup>2)</sup> entdeckte Gärung ohne Mikroorganismen.

Allein das Aufsuchen der biologischen Analogien, abgesehen von der Frage über das Vereinigen des Reiches der Organismen mit dem Mineralreiche, hat für uns noch einen anderen Wert: diese Analogien können uns beim Studium sehr komplizierter und verwickelter Erscheinungen der Organismen behülflich sein, indem sie die letzteren auf die einfachste Form zurückführen. Auf diese Weise können sich neue Wege für biologische Forschungen eröffnen.

In der vorliegenden Abhandlung betrachte ich die Individualität, die Erbllichkeit erworbener Eigenschaften, das Gesetz des Optimums, die Anabiose und die Begrenzung der Formenanzahl, und hoffe später auch noch andere Analogien zu finden.

Alle hier angeführten Daten sind als Rohmaterial in der oben erwähnten Abhandlung (Mém. d'Acad. St. Pétersbourg) veröffentlicht worden.

1) Herold Europas, 1886. [Russisch.]

2) Chem. Berl. Berichte, p. 568, 1898.



## Die Bedeutung der hier gebrauchten Ausdrücke und die Untersuchungsmethode.

Um eine klare Vorstellung über die hier abzuleitenden biologischen Analogien zu gewinnen, erlaube ich mir Ausdrücke zu gebrauchen, wie sie in der Biologie eingeführt sind, wobei deren Bedeutung für die untersuchten Kügelchen aus Folgendem zu ersehen ist.

Para-Nitrotoluol ist ein krystallinischer gelblicher Körper mit Schmelzpunkt  $T = 54^{\circ}$ . Wenn aus diesem Stoffe ein flüssiges kleines Kügelchen vorbereitet und in eine darauf chemisch nicht einwirkende Flüssigkeit gebracht wird, so erstarrt es nicht mehr bei  $54^{\circ}$ , sondern bei einer viel niedrigeren Temperatur ( $t$ ). Die GröÙe  $T-t$  wird der Unterkühlungsgrad genannt.

Wir wollen nun das flüssige Kügelchen betrachten. Sein „Leben“, als einer flüssigen Substanz, geht in dem Moment zu Ende, wo es erstarrt ( $t$ ); als Anfang seines Lebens muß man den Punkt  $T = 54^{\circ}$  rechnen. Obwohl unser Kügelchen in flüssigem Zustande auch bei der Temperatur über  $54^{\circ}$  bestehen kann, kann dasselbe doch nicht früher als bei  $54^{\circ}$  erstarren, d. h. „sterben“; was nicht sterben kann, lebt auch nicht. Daraus folgt, daß unser Kügelchen nur solange lebt, als seine Unterkühlung dauert und folglich seine Lebensdauer durch seinen Unterkühlungsgrad, d. h. durch  $T-t$  ausgedrückt wird. Auf diese Weise drückt die Anzahl der Temperaturgrade, um welche das flüssige Kügelchen unter  $54^{\circ}$  sich abgekühlt hat, das Lebensalter unseres Kügelchens aus.

Der allgemeine Verlauf der Versuche war folgender:

10 gleich große ( $2r = 3,84$  mm bei  $54^{\circ}$ ) flüssige Kügelchen, welche mittelst einer besonders konstruierten Pipette hergestellt wurden, schwammen im Inneren einer heißen wässerigen Chlorcalciumlösung, deren Dichte von oben nach unten allmählich zunahm. Die Temperatur der Lösung und folglich auch der flüssigen Kügelchen wurde mittelst eines Thermometers mit einem kleinen Quecksilberreservoir gemessen, und zwar an der Mitte des mit der Lösung gefüllten Glasgefäßes ( $2r = 97$  mm,  $h = 50$  mm) und in der Ebene der schwimmenden Kügelchen. Die Kügelchen, obwohl im ganzen GefäÙe zerstreut, befanden sich jedoch möglichst nahe an dem Thermometer. Nach der Herstellung aller 10 Kügelchen zeigte die Lösung noch die Temperatur von  $65^{\circ}$ .

Die Temperatur der Lösung wurde jede Minute und außerdem noch im Moment der Erstarrung dieses oder jenes Kügelchens abgelesen.

### Individualität.

Bei diesen Versuchen befand sich das Glasgefäß mit der Lösung und den schwimmenden Kügelchen im Zimmer unter gewöhnlicher Temperatur.

Die Erstarrungstemperatur einzelner Kügelchen betrug:

Kügelchen:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Temperatur:	42,4	41,5	40,7	39,6	37,1	34,8	33,6	33,6	32,0	29,2
54 — t:	11,6	12,5	13,3	14,4	16,9	19,2	20,4	20,4	22,0	24,8

Auf diese Weise betrug die Lebensdauer des 1. Kügelchens 11,6°, diejenige des 2. Kügelchens 12,5° etc. und schließlich des 10. 27,8°.

Somit kann die Frage aufgeworfen werden, warum starben die einzelnen Kügelchen nicht bei einem und demselben Lebensalter?

Als die Ursache dieser Erscheinung könnten folgende äußere Umstände vermutet werden:

1) Der Unterschied, wenn auch ein geringer, an den Dimensionen einzelner Kügelchen.

Die Versuche, welche mit verschiedenen großen Kügelchen angestellt wurden, ergaben, daß, obwohl der Unterkühlungsgrad der Kügelchen ihrem Radius umgekehrt proportional ist, dieser Umstand jedoch gering ist. So z. B. wenn ein Kügelchen bei 45,5° erstarrt, erstarrt ein doppelt so großes Kügelchen bei 42°.

2) Der Unterschied in der Temperatur der schwimmenden Kügelchen.

Die Untersuchung auch dieser Ursache verwarf ihre Zulässigkeit. Es ist wahr, daß die Temperatur der Lösung an der Peripherie des Gefäßes etwas tiefer war, als im Centrum desselben, allein diese Differenz erreichte kaum 2°. Außerdem befanden sich die Kügelchen, wie oben erwähnt, nahe dem Centrum des Gefäßes. Es wurde sogar ein Fall beobachtet, in dem 2 sehr nahe beieinander befindliche Kügelchen nicht gleichzeitig erstarrten, sondern das eine bei 38° und das andere bei 31°.

3) Die Diffusionen zwischen verschiedenen Lösungsschichten.

Ich stieß die Kügelchen nach verschiedenen Richtungen und sah sehr klar die „Adern“ (Schlieren) hinter dem sich bewegenden Kügelchen, dasselbe erstarrte jedoch deswegen nicht; es erstarrte nachher entweder später oder früher als ein Kügelchen, welches nicht gestoßen wurde.

#### 4) Die Wechselwirkung zwischen Kügelchen.

Um diese Ursache zu prüfen, brachte ich in 10 gleich große und mit der erwähnten Lösung gefüllte Glasgefäße je ein Kügelchen. Dabei ergab sich, daß das 1. Kügelchen bei 40,5°, das 10. erst bei 31,2° erstarrte. Somit erklärt auch dieser Umstand die individuellen Eigenschaften der Kügelchen nicht.

#### 5) Die Reihenfolge des Herstellens der Kügelchen.

Die Gefäße im Versuch 4 wurden numeriert, wobei das zuerst hergestellte Kügelchen in das Gefäß No. 1, das darauf folgende in No. 2 etc. gebracht wurden. Die erstarrten Kügelchen bildeten dabei folgende Reihenfolge:

3, 6, 4, 1, 2, 7, 9, 8, 5, 10.

Also keine der fünf wahrscheinlichen Ursachen der Ungleichheit der Erstarrungstemperatur der Kügelchen wurde durch diese Versuche bestätigt.

In der physikalischen Sektion der Deutschen Naturforscher- und Aerzte-Versammlung in Hamburg (1901) hielt ich einen Vortrag: „Die Ueberkältung von Flüssigkeiten“. In der Diskussion gab W. OSTWALD<sup>1)</sup> der Ansicht Ausdruck, daß die Ungleichheit der Erstarrungstemperaturen der Kügelchen in meinen Versuchen durch die unvermeidlichen Staubeilchen, die für die Bildung des festen Körpers Konzentrationspunkte bilden, erklärt werden müsse. Ich habe bereits damals darauf erwidert, daß ich auch solche Versuche anstellte, in welchen die Kügelchen aus Para-Nitrotoluol, gemischt mit verschiedenen Mengen des im chemischen Laboratorium auf Schränken genommenen Staubes, verfertigt wurden. Trotzdem war der Einfluß des Staubes auf die betrachtete Erscheinung gering<sup>2)</sup>.

Daß die Staubeilchen, entgegen der Behauptung von W. OSTWALD, keine Konzentrationspunkte für die Bildung des festen Körpers vorstellen, ist aus der Untersuchung von G. TAMMANN<sup>3)</sup> ersichtlich; er sagt: „Man könnte der Meinung sein, daß die zur

1) Vergl. Chemiker-Zeitung, Bd. XXV, No. 84, p. 920, 1901.

2) Diese letzteren Versuche sind noch nicht veröffentlicht.

3) Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. XXV, p. 441, 1898.

unterkühlten Flüssigkeit zugefügten Pulverkörnchen als Krystallisationskerne wirken, doch scheint diese Vermutung nicht begründet. Die mikroskopische Betrachtung ergab, daß die Kerne durchaus nicht die Pulverkörnchen während ihrer Bildung bevorzugen, sondern die Kernbildung hauptsächlich zwischen denselben vor sich ging“ (p. 456).

Man könnte vielleicht vermuten, daß die Differenz des Lebensalters einzelner Kügelchen eine rein zufällige ist. Ich habe jedoch gezeigt<sup>1)</sup>, daß dem nicht so ist, da die Lebensdauer des 1. und des 10. Kügelchens in einer gegenseitigen Abhängigkeit steht, welche mathematisch ausgedrückt werden kann.

Alles dies zwingt uns, zuzulassen, daß die Hauptursache der Individualität der Kügelchen in Bezug auf ihre Lebensdauer durch Faktoren bedingt wird, welche im Inneren des Stoffes des Kügelchens selbst liegen. Die theoretische Auseinandersetzung dieser inneren Ursachen wird den Gegenstand einer anderen Abhandlung bilden.

Dieselben individuellen Eigenschaften werden auch im Tier- und Pflanzenreiche bei einer Gruppe von Exemplaren einer und derselben Art unter sonst sichtlich gleichen Umständen beobachtet. Hier werde ich nur einige solcher Thatsachen erwähnen.

M. STANDFUSS<sup>2)</sup> setzte einige Tausende von Puppen einer und derselben Species und unter sonst gleichen Umständen der Einwirkung der Kälte aus; dabei stellte sich heraus, daß nur 2—15 Proz. aller Puppen aberrative Schmetterlingsformen ergaben; die übrigen waren normal. Er sagt dazu: „Dieses Abweichen von der normalen Form erfolgt, falls wirklich große Individuenmassen untersucht werden, selbst bei dem gleichen Experiment nicht nur in höchst verschiedenem Grade, sondern auch in recht mannigfaltiger Richtung“ (p. 10).

J. ROEBER<sup>3)</sup> fand 2 Puppen von *Arctia villica*, welche ihm zur normalen Zeit Schmetterlinge ergaben. Das Weibchen legte eine große Menge Eier ab, aus welchen dann Räupchen sich entwickelten. Bei allen diesen Räupchen schritt die Entwicklung ganz normal vorwärts, nur ihrer 2 wuchsen sehr rasch und ergaben bereits im September Schmetterlinge (♂ und ♀).

1) Herold der exp. Physik und der elem. Mathematik, Bd. XXV, No. 9, p. 193—201, 1901. (Russisch.)

2) Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesell., Bd. XXXVI (1), p. 81, 1898.

3) Ill. Zeitschr. f. Entomol., Neudamm, Bd. V, No. 3, p. 39, 1900.



G. A. KOSCHEWNIKOW<sup>1)</sup> brachte Bienen in einen Thermostaten und fand, daß starben:

4	Exempl.	bei 30 ° R
2	"	" 32 ° "
4	"	" 37 ° "
2	"	" 38 ° "
2	"	" 40 ° "
1	"	" 41 ° "
1	"	" 44 ° "

W. J. SCHMUJDSINOWITSCH<sup>2)</sup> ließ soeben ausgeschlüpfte Räumchen von *Bombyx mori* (französische gelbe Rasse) ohne Futter bei 13 ° und fand in verschiedenen Versuchen, daß von 17 Räumchen, welche für jeden Versuch benützt wurden, am Leben blieben:

No. des Versuches	Die Anzahl der Räumchen in jedem Versuche	Wie viel Tage dauerte der Versuch	Am Leben blieben
1	17	1	15
2	17	5	14
3	17	7	5
4	17	8	1
5	17	9	0

Daraus ist ersichtlich, daß sogar nach 8-tägigem Hungern eine von 17 Raupen am Leben blieb.

H. GAUCKLER<sup>3)</sup> brachte 30 Eier von *Agrotis dahlia* in ein warmes Zimmer, wo alle Räumchen an demselben Tage ausschlüpfen. Sowohl die Verpuppung wie auch das Ausschlüpfen der Schmetterlinge fand jedoch nicht regelmäßig statt, obwohl das Füttern normal gewesen war. Er sagt deshalb: „Sonach ergibt sich die interessante Thatsache, daß die Nachkommen ein und derselben Brut bei ganz gleicher Behandlung in ihrer Entwicklung um 4 Monate differieren!! Ich kann mir nun diese Thatsache nur aus der individuellen Veranlagung der einzelnen Tiere erklären“ (p. 240).

Schon aus diesen Thatsachen ist zu ersehen, daß die Organismen individuelle Eigenschaften besitzen. Wenn wir noch in

1) Russische Bienenzucht-Liste, No. 3, p. 93, 1896. (Russisch).

2) Arbeiten der kaukasischen Station für Seidenzucht, Bd. II, p. 104—107, Tiflis 1891. (Russisch.)

3) Illustr. Wochenschr. f. Entomol., Bd. II, p. 239—240, 1897.

Betracht ziehen, daß z. B. Menschen verschiedene Neigung zur Erkrankung haben, und daß der Ausgang dieser oder jener Krankheit bei sichtlich gleichen Individuen verschieden sein kann — diese Beispiele ließen sich leicht vermehren — so wird es uns klar sein, daß hier, wie auch bei unseren Kügelchen, die Ursache der Individualität im Stoffe selbst, organisiertem oder unorganisiertem, liegt. Diese Ursachen können in dieser oder jener Richtung unter dem Einflusse verschiedener äußerer Faktoren<sup>1)</sup> entwickelt werden, aber ihr Grund liegt seit dem Anfang des Vorhandenseins des gegebenen Organismus in seinem Stoffe selbst, wie wir es an anderen biologischen Analogien später kennen lernen werden.

### Die Erbllichkeit erworbener Eigenschaften.

Im vorhergehenden Kapitel haben wir gesehen, daß unsere Kügelchen individuelle Eigenschaften besitzen, indem sie unter sonst gleichen Umständen verschiedene Lebensalter erreichen, und daß die Ursache dieser Eigenschaft im Inneren des Stoffes selbst verborgen ist.

Folgende Versuche ergeben, daß die individuellen Eigenschaften der einzelnen Kügelchen auf die Nachkommenschaft übertragen werden können, und bestätigen somit noch einmal, daß die Ursache der Individualität im Stoffe selbst liegt.

Zuerst wurden 12 gleiche Versuche mit je 10 Kügelchen ( $2r = 3,84$  mm) angestellt. Kügelchen, welche zuerst (No. 1) und Kügelchen, welche zuletzt (No. 10) erstarrten, wurden bei jedem Versuche in 2 entsprechenden Schachteln gesammelt. Auf diese Weise wurden nach dem 12. Versuche 12 Kügelchen (No. 1), welche die Lebensdauer von ca. 12 ° erreichten und 12 Kügelchen (No. 10), welche die Lebensdauer von ca. 29 ° hatten, erhalten. Die erste Gruppe von Kügelchen wollen wir als minder alte und die zweite Gruppe als sehr alte bezeichnen.

Darauf wurden alle 12 minder alte Kügelchen zu einer Masse geschmolzen, aus welcher dann 10 gleich große Kügelchen ( $2r = 3,84$  mm) hergestellt wurden. Diese flüssigen Kügelchen schwammen sodann im Inneren einer heißen Chlorcalciumlösung

1) Vergl. meine „Experimentelle entomol. Studien, Bd. II: Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten“, Leipzig 1903. (Unter der Presse.)

(also wie früher). Dieser Versuch ergab, daß das 1. Kügelchen im Alter von  $11,7^{\circ}$ , das 10. im Alter von  $31^{\circ}$  starben.

Somit ist aus diesen Versuche ersichtlich, daß die geringe Altersdauer auf die Nachkommenschaft nicht übertragen worden ist und die Kügelchen, statt alle im Alter von  $12^{\circ}$  zu sterben, im Alter zwischen  $11,7^{\circ}$  und  $31^{\circ}$  starben, d. h. wie die Kügelchen aus gewöhnlichem Stoffe.

Ganz andere Resultate wurden erhalten, als der Versuch mit sehr altem Stoffe angestellt wurde. Aus diesem Stoffe wurden auch 10 Kügelchen ( $2r = 3,84$  mm) hergestellt, welche alle zusammen in der heißen Chlorcalciumlösung unherschwammen. Es stellte sich heraus, daß das 1. dieser Kügelchen im Alter von  $21,2^{\circ}$  und das 10. im Alter von  $33,6^{\circ}$  starben.

Hier wurde die hohe Altersdauer der Nachkommenschaft mitgeteilt, indem das 1. Kügelchen bei viel höherem Alter ( $21,2^{\circ}$ ) als das 1. Kügelchen aus gewöhnlichem Stoffe ( $12^{\circ}$ ) starb, während das 10. Kügelchen ein noch höheres Alter ( $33,6^{\circ}$ ) erreichte.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, will ich sagen, daß ich in meinen zahlreichen Versuchen mit gewöhnlichem Stoffe niemals eine höhere Lebensdauer des 1. von 10 Kügelchen als  $15^{\circ}$  beobachtete; dieselbe schwankte zwischen  $15^{\circ}$  und  $8^{\circ}$ . Auf diese Art muß die Lebensdauer ( $21,2^{\circ}$ ) des 1. Kügelchens im Versuche mit sehr altem Stoffe als eine Eigenschaft betrachtet werden, welche die Kügelchen der zweiten (sehr alten) Gruppe auf ihre Nachkommenschaft übertragen haben.

Man könnte vermuten, daß diese bemerkenswerte Erscheinung durch das wiederholte Schmelzen der Kügelchen bedingt wird, bei welchem im Stoffe diese oder jene Veränderungen stattfinden. Ich stellte deshalb Kontrollversuche mit gewöhnlichem Stoffe an, indem ich denselben einige Male (bis zu 10) der Reihe nach schmolz. Obwohl ich bemerkte, daß bei jedem wiederholten Schmelzen aus dem Stoffe die absorbierte Luft entweicht, erstarrten das 1. und das 10. Kügelchen doch im Alter von ca.  $12^{\circ}$  resp.  $22^{\circ}$ , d. h. wie gewöhnlich.

Die Vererbung gewisser Eigenschaften ist bei Organismen seit langer Zeit bekannt, aber die Frage über Vererbung der erst vom Vater oder der Mutter erworbenen Eigenschaften für weitere Nachkommenschaft blieb bis vor kurzem streitig; wenigstens war A. WEISMANN mit seinen Schülern gegen eine solche Annahme, während LAMARCK eine solche Vererbung zugelassen hat.

Es genügt, hier nur zwei Versuche anzuführen, um zu zeigen, daß die Vermutung von LAMARCK richtiger war.

M. STANDFUSS<sup>1)</sup> setzte Puppen von *Vanessa urticae* L. der Kältewirkung aus und erhielt darauf aberrative Schmetterlingsformen. Diese Schmetterlinge legten Eier ab, aus welchen dann Räupchen ausschlüpfen. Die darauf erhaltenen Puppen lagen unter normalen Umständen und ergaben dennoch Schmetterlinge, welche nicht den Großeltern, sondern den Eltern ähnlich waren, d. h. sie waren auch aberrativ.

E. FISCHER<sup>2)</sup> stellte einen ähnlichen Versuch mit *Arctia caja* L. an und erhielt dasselbe Resultat wie M. STANDFUSS. Er sagt: „Die infolge der Einwirkung eines äußeren Faktors entstandenen neuen Eigenschaften wurden auf die Nachkommenschaft vererbt, oder anders gesagt: es mußten sich in den Geschlechtszellen ebenfalls Veränderungen (neue Eigenschaften) eingestellt haben, die alsdann vom kleinen befruchteten Ei aus durch das Raupen- und Puppenstadium hindurch bis auf den fertigen Falter (den Nachkommen) sich übertrugen und auf den Flügeln desselben in einer aberrativen Färbung und Zeichnung zum Austrag gelangten, wie wir sie ähnlich und gleichsinnig bereits auf den Flügeln der Eltern künstlich erzeugt haben“ (p. 50).

Unser Fall mit Kugelchen ist jedoch einfacher: hier wird von der Nachkommenschaft nicht die Eigenschaft vererbt, welche durch künstliche Umstände hervorgerufen ist, sondern nur die individuelle Eigentümlichkeit, welche den Kugelchen eigen ist.

### Optimum.

Das Gesetz des Optimums für die Organismen wurde zum ersten Mal von J. SACHS<sup>3)</sup> formuliert und später von L. ERRERA<sup>4)</sup> entwickelt. Dieses Gesetz lautet, daß zur günstigen Entwicklung eines gegebenen Organismus eine gewisse Quantität oder Intensität eines äußerlichen Agens notwendig ist. J. SACHS formuliert

1) Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., Bd. XXXVI (1), p. 81, 1898.

2) Experiment. Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomol., Bd. VI, No. 4, p. 49 bis 51, 1901.

3) Gesammelte Abhandlungen über Pflanzen-Physiologie, Bd. I, Leipzig 1892.

4) Philosophie botanique.



es folgendermaßen: „Ueberall, wo sich physiologische Wirkungen durch eine zur Abscissenachse zurückkehrende Kurve darstellen lassen, bedeutet Optimum denjenigen Punkt der Abscisse, an welchem die maximale (höchste) Ordinate steht“ (p. 82).

Um die Frage zu lösen, ob auch für Para-Nitrotoluol-Kügelchen ein gewisses Optimum vorhanden ist, stellte ich Versuche an, zu deren jedem 10 gleich große ( $2r = 3,84$  mm) Kügelchen, wie früher, verwendet wurden.

Da verschiedene Versuche bei verschiedener Lufttemperatur angestellt wurden, so war auch die Abkühlungsgeschwindigkeit der Kügelchen verschieden. Die Abkühlungsgeschwindigkeit ( $v$ ) wurde deshalb in jedem einzelnen Versuche bestimmt, und zwar bei der Temperatur der Chlorcalciumlösung von  $50^{\circ}$ <sup>1)</sup>. Unter dieser Größe ( $v$ ) verstehe ich die Anzahl der Grade, um welche die Lösung (und folglich auch die Kügelchen) während einer Minute, angefangen von  $50^{\circ}$  abwärts, sich abkühlt.

Folgende Tabelle enthält die Resultate dieser Versuche, wobei  $v$  nach absteigender Reihe geordnet ist:

No. des Versuches	Abkühlungsgeschwindigkeit $v$	Erstarrungstemperatur des 1. Kügelchens $t_1$	Lebensdauer des 1. Kügelchens $54-t_1$	Erstarrungstemperatur des 10. Kügelchens $t_{10}$	Lebensdauer des 10. Kügelchens $54-t_{10}$
1	0,65	42,4	11,6	29,2	24,8
2	0,61	41,7	12,3	27,5 <sup>2)</sup>	26,5 <sup>3)</sup>
3	0,60	38,3	<b>15,7</b>	25,5	28,5
4	0,55	39,9	14,1	24,8	<b>29,2</b>
5	0,50	45,1	(8,9)	34,5	19,5
6	0,46	43,5	10,5	34,9	19,1
7	0,30	44,0	10,0	35,3 <sup>2)</sup>	18,7 <sup>3)</sup>
8	0,21	45,2	8,8	36,3—39,4 <sup>4)</sup>	17,7—14,6 <sup>4)</sup>
9	0,15	45,5	8,5	39,3 <sup>2)</sup>	14,7 <sup>3)</sup>

1) Ist willkürlich genommen worden; man könnte auch eine andere Temperatur dazu benutzen.

2) Diese Zahl muß in der Wirklichkeit kleiner sein, da bei dieser Temperatur das Kügelchen noch nicht erstarrte.

3) Diese Zahl muß in der Wirklichkeit größer sein, da das Kügelchen noch flüssig blieb.

4) Bei der Temperatur von  $36,3^{\circ}$  war das Kügelchen flüssig, als aber die Beobachtung bei  $39,3^{\circ}$  gemacht wurde, war es bereits erstarrt, deshalb ist sein Lebensalter zwischen  $17,7^{\circ}$  und  $14,6^{\circ}$  eingeschlossen.

Daraus ist zu ersehen, daß die Lebensdauer sowohl des 1. wie auch des letzten Kügelchens mit der Verminderung der Abkühlungsgeschwindigkeit zuerst zunimmt, dann bei einer gewissen Geschwindigkeit (ca. 0,58 für beide Kügelchenarten) ein Maximum des Lebensalters erreicht (für das 1. 15,7° und für das 10. 29,2°), um darauf allmählich abzunehmen.

Nach der Definition von J. SACHS hat dieses Maximum der „physiologischen Wirkung“ zu seinem Optimum die Abkühlungsgeschwindigkeit  $v = 0,58$ . Mit anderen Worten, die günstigste Abkühlungsgeschwindigkeit für die Lebensdauer der Para-Nitrotoluol-Kügelchen scheint in unserem Falle die Größe  $v = 0,58$  zu sein.

Eine ähnliche Erscheinung wird nicht nur bei Para-Nitrotoluol beobachtet, sondern, wie ich zeigte<sup>1)</sup>, auch bei anderen Stoffen. So z. B. wurde bei Wasser, obwohl nicht in Kugelform, folgende Lebensdauer ( $o - t$ ) erhalten:

$v$ :	0,35	0,31	0,28	0,27	0,27	0,26	0,20	0,20
$o - t$ :	—5,4	—4,8	—7,9	—6,0	—5,6	—6,0	—5,3	—4,3

Wir wollen diese Erscheinung etwas näher betrachten. Wir nennen unser Kügelchen „lebend“, wenn es unter 54° noch flüssig ist; das Kügelchen „lebt“, wenn es sich unterkühlt, und „stirbt“, wenn es erstarrt. Das Kügelchen kann „leben“, d. h. sich unterkühlen, mit verschiedener Geschwindigkeit (Intensität). Daraus folgt, daß die Abkühlungsgeschwindigkeit das Lebenstempo des Kügelchens oder seine Lebensthätigkeit ausdrückt.

Bei Organismen und besonders beim Menschen ist die Abhängigkeit der Lebensdauer von Lebensthätigkeit klar zu ersehen. Die Balkanhirten leben 100 und mehr Jahre, während Leute mit stürmischem Leben sehr früh sterben. Daß hier nicht nur die hygienischen Bedingungen eine Rolle spielen, sondern auch die Lebensintensität, braucht man nicht nachzuweisen. Die Nervenkrankheiten unseres Jahrhunderts sind hauptsächlich wegen des intensiveren Lebens zur Entwicklung gelangt.

### Anabiose.

Der anabiotische Zustand ist ein solcher, in welchem ein Organismus, obwohl nicht gestorben, dennoch nicht lebt, oder mit

<sup>1)</sup> Journ. russ. phys.-chem. Gesellsch., Bd. XXXII, p. 218 bis 241, 1900.

anderen Worten: das Leben eines Organismus in diesem Zustande ist stehen geblieben, aber dieser Organismus ist nicht tot und beginnt, unter günstige Umstände gebracht, wieder zu leben. Dieser Zustand darf mit dem lethargischen Schlaf, dem Scheintod etc. nicht verwechselt werden, denn hier giebt es einen, wenn auch schwachen, Stoffwechsel, während dieser im anabiotischen Zustande vollständig fehlt.

Obwohl die Anabiose bereits seit 1719 (LEUWENHOECK) bekannt ist und in der Litteratur eine Masse von Angaben vorhanden sind<sup>1)</sup>, daß Organismen nicht nur Jahre, sondern auch Jahrhunderte im Zustande des „latenten Lebens“ sich befanden, sind noch nicht alle Gelehrten sich einig, das Vorhandensein eines solchen Zustandes anzuerkennen. Es ist mir in der letzten Zeit gelungen, die Möglichkeit des Vorhandenseins des anabiotischen Zustandes nachzuweisen, indem ich den Verlauf der Temperaturkurve bei Insekten studierte<sup>2)</sup>.

Bei Para-Nitrotoluol-Kügelchen ist es nicht schwer, den anabiotischen Zustand zu erzeugen; man muß nur in einem gegebenen Momente die weitere Abkühlung eines unterkühlten Kügelchens aufheben, was ich dadurch erreicht habe, daß die Lösung mit unterkühlten Kügelchen in einen Thermostaten mit passender konstanter Temperatur gebracht wurde. Dabei wurde jedoch eine bemerkenswerte Erscheinung beobachtet.

10 gleich große, flüssige Kügelchen (3,84 mm) wurden in die erwähnte heiße Lösung gebracht und als dieselben bis zu 50° sich

---

1) LEUWENHOECK (1719), NEEDHAM (1743), BUFFON (1748), TREMBLEY (1750), H. BACKER (1754), GINANI (1759), FONTANA (1769), BAKER und NEEDHAM (1771), ROFFREDI (1775), SPALLANZANI (1777), KYBER (1815), GASPARD (1822), FRANKLIN (1820), F. BAUER (1823), C. A. S. SCHULTZE (1834—1861), CREPLIN (1837), PIERRET (1844), DUMÉRIL (1852), JUSTI (1854), J. KÜHN (1858), DAVAINÉ (1859), M. SCHULZE (1863), PREYER (1864—1891), GREEFF (1865), POUCHET (1866), HEINZMANN (1872), KALENDER (1872), HORVATH (1873), H. SCHULZ (1877), H. RÖDEL (1886), ZACHARIAS (1886), SAINT-MARTINI (1887), MERRIFIELD (1889), SCHMUIDSINOWITSCH (1889), LOEB (1891), VRIES (1891), KOCHS (1890—1894), SELMONS (1894), O. HERTWIG (1894), MEEHAN (1894), PETER (1894), BARNES (1895), BURGERSTEIN (1895), CANDOLL (1895), BUREAU (1890), WITTRICH (1891), FAGGIOLI (1891), MÜLLER-ERZBACH (1891), KNAUTHE (1892), MATTELOLO (1894) etc.

2) Die Lage des anabiotischen Zustandes auf der Temperaturkurve der Insekten. Biolog. Centralbl., Bd. XXI, p. 672—675, 1901.

unterkühlten, d. h. als ihr Alter  $4^{\circ}$  betrug, wurde das Gefäß mit Kügelchen in einen Thermostaten gebracht, wo die Kügelchen sich weiter nicht abkühlen konnten<sup>1)</sup>. Trotzdem das „Leben“ der Kügelchen dadurch während 10 Stunden zum Stillstand gebracht wurde, starben sie nicht und setzten ihr Leben fort, nachdem sie wieder bei gewöhnlicher Zimmertemperatur stehen gelassen wurden, bis sie schließlich, wie in früheren Versuchen, starben.

Darauf wurde der Versuch mit Kügelchen von sechsgradigem Alter angestellt. Dieselben starben nach dem Aufheben der weiteren Abkühlung während 10 Stunden auch nicht.

Als aber der Versuch mit Kügelchen von acht-gradigem Alter angestellt wurde, starb nach 9 Stunden eines von 10 Kügelchen.

Die weiteren Versuche ergaben folgendes: zehn-gradige Kügelchen ergaben nach 10 Stunden (ohne sich dabei weiter abzukühlen) 2 Tote, zwölf-gradige 3 Tote, vierzehn-gradige 4 Tote, sechzehn-gradige 5 Tote.

Somit ergibt sich, daß entsprechend dem höheren Alter, in welchem das Leben der Kügelchen zum Stillstand gebracht wurde, eine um so größere Anzahl von Individuen bei diesem Prozesse starb.

Eine ähnliche Erscheinung beobachtete ich bei der Unterkältung der Puppensäfte<sup>2)</sup> und kam damals zu dem Resultate: „Der Einfluß der Zeit, als einer der Faktoren, welche die Erstarrung der unterkühlten Flüssigkeit bedingen, ist unzweifelhaft vorhanden. Diese Zeit ist desto länger, je größer die Differenz zwischen der Temperatur, welche das Insekt im Versuche erreichte, und der Temperatur, bei welcher die unterkühlte Flüssigkeit bei fortschreitender Unterkältung erstarren würde, ist“ (p. 258).

Die Thatsachen aus dem Organismenreiche bestätigen diese Regel auch dort.

In dieser Beziehung sind die Versuche von S. KAESTNER<sup>3)</sup>

1) Die Temperatur im Thermostaten war gewöhnlich  $3-4^{\circ}$  über der Temperatur der Lösung, sonst kühlte sich die Lösung infolge der Wasserverdampfung weiter ab.

2) Das vitale Temperaturminimum der Tiere mit wechselnder Temperatur des Blutes. Arch. Sciec. biol., T. VIII, No. 3, p. 239—260, St. Pétersbourg 1890. (Russische Ausgabe.)

3) Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt., 1895, p. 319.



über den künstlichen Ruhezustand der Hühnereier während ihres Ausbrütens von Bedeutung.

Diese Versuche bestanden darin, daß die Eier aus dem Brutofen in verschiedenen Entwicklungsstadien herausgenommen und darauf der Einwirkung der tiefen Temperatur ( $21^{\circ}$ ,  $10^{\circ}$  oder  $5^{\circ}$ ) während verschiedener Zeitintervalle ausgesetzt wurden. Es handelte sich um die Zeitbestimmung, während welcher bei einer der erwähnten niederen Temperaturen das Ei den Ruhezustand aushalten kann, ohne dadurch seine Entwicklungsfähigkeit im Brutofen einzubüßen.

Ich führe hier die Versuche von KAESTNER über das Unterbrechen der Entwicklung unter dem Einfluß nur einer Temperatur an und zwar von  $21^{\circ}$ .

Das Ei befand sich im Brutofen 6 Stunden lang und wurde darauf in einem Thermostaten bei  $21^{\circ}$  während 16 Tage liegen gelassen. Als dasselbe wieder in den Brutofen gebracht wurde, entwickelte sich daraus nach einer gewissen Zeit ein Hühnchen. Das Hühnchen schlüpfte nur dann nicht aus, wenn das Ei der Einwirkung der Temperatur von  $21^{\circ}$  während 18 Tage ausgesetzt wurde. Das Ei, welches im Brutofen 12 Stunden lag, behielt sein Leben bei  $21^{\circ}$  während 13 Tage bei, während ein solches, welches im Ofen 18 Stunden zugebracht hatte, die Einwirkung der Temperatur von  $21^{\circ}$  nicht mehr als 9 Tage ohne Schaden aushalten konnte. Ich stelle weitere Versuche von KAESTNER in folgender Tabelle zusammen:

Im Brutofen	6 Stunden.	Gestorben bei $21^{\circ}$	nach 18 Tagen
" "	12 "	" "	$21^{\circ}$ " 13 "
" "	18 "	" "	$21^{\circ}$ " 9 "
" "	24 "	" "	$21^{\circ}$ " 6 "
" "	36 "	" "	$21^{\circ}$ " 5 "
" "	42 "	" "	$21^{\circ}$ " 3 "
" "	6 Tage	" "	$21^{\circ}$ " 3 "
" "	9 "	" "	$21^{\circ}$ " 2 "
" "	fast bis zum Ausbrüten	" "	$21^{\circ}$ " 1 "

KAESTNER kommt, gestützt auf die Untersuchung des Embryos, zu dem Schlusse, daß die Entwicklung des Embryos während der Einwirkung der benützten niederen Temperaturen stillsteht.

Aus diesen Versuchen folgt, daß, je entwickelter ein Embryo im Ei ist, desto schwerer seine Entwicklung ohne Schaden unterbrochen werden kann.

Diese Erscheinung hat, wie wir gesehen haben, ein Analogon auch bei unseren Kügelchen.

## Die Begrenzung der Formenanzahl.

Wenn wir die Formen betrachten, in welchen verschiedene Organismen erscheinen, so bemerken wir, daß sie keinen ununterbrochenen Uebergang von einer zur anderen vorstellen, sondern daß zwischen einer und einer anderen ihr verwandten Form ein quasi Zwischenraum besteht — es fehlt ein Kettenglied.

C. VON NÄGELI<sup>1)</sup> war der erste, welcher bemerkte, daß bei Pflanzen und Tieren nicht alle möglichen Variationen beobachtet werden, sondern daß dieselben nach einer oder einigen begrenzten und ganz bestimmten Richtungen entstehen. Die Erklärung dieser Erscheinung erblickt er in der chemisch-physikalischen Konstitution des Organismus, welche nur ganz bestimmte Modifikationen zuläßt.

Auch A. WEISMANN<sup>2)</sup> erklärt sich damit einverstanden, indem er sagt: „Man darf nicht vergessen, wie die Produkte der Naturzüchtung in erster Instanz von den Variationen abhängen, welche der betreffende Organismus der Naturzüchtung bietet, daß die Zahl der möglichen Variationen für jede Art zwar sehr groß sein mag, keineswegs aber unbegrenzt ist. Es muß für jede Art auch unmögliche Variationen geben“ (p. 119).

TH. EIMER<sup>3)</sup> läßt auch die bestimmten Richtungen der Variation zu, aber nicht so weit wie A. WEISMANN.

Die Versuche mit schwimmenden Para-Nitrotoluol-Kügelchen führten mich zu folgendem Resultate:

Die Versuche wurden mit Kügelchen von drei verschiedenen Dimensionen angestellt, wobei ihre Anzahl in jedem Versuche verschieden war. Die Erstarrungstemperatur wurde für jedes einzelne Kügelchen bestimmt. Dabei stellte sich heraus, daß die Kügelchen nicht bei allen möglichen Temperaturen erstarrten: es giebt Temperaturen, bei welchen die Kügelchen gruppenweise erstarren, während bei Zwischentemperaturen kein einziges Kügelchen erstarrt.

Folgende Tabelle enthält die Temperaturen, bei welchen die Kügelchen gruppenweise erstarrten:

1) Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865.

2) Studien zur Descendenz-Theorie, II. Auch: Ueber die Berechtigung der DARWIN'schen Theorie, Leipzig 1868.

3) Entstehung der Arten, Jena 1888.

Durchmesser der Kügelchen in mm	Anzahl der Kügelchen im Versuche	Erstarrungstemperatur der Kügelchen bei folgenden Gruppen:					
		I	II	III	IV	V	VI
	7	—	—	40	—	—	—
	10	44,5	42	40	37,5	35	—
	13	—	—	—	38,2	33,5	—
	15	—	42	39,5	—	—	—
	25	—	—	—	38,5	35,5	—
	45	—	41	—	38	33	—
	20	—	—	40	—	35	27,5
	100	—	—	—	—	33,5	29
	10	43,7	—	40,5	—	—	—
Mittel:		44	42	40	38	34	28

Daraus ist ersichtlich, daß die Erstarrung der Kügelchen gruppenweise nur bei bestimmten Temperaturen stattfindet, und zwar im Durchschnitt bei: 44, 42, 40, 38, 34, 28, wobei diese Temperaturen voneinander zuerst um 2°, dann um 4° und schließlich um 6° differieren, d. h. es giebt Perioden, deren Differenzen unter sich eine arithmetische Progression bilden und zwar:

I. Periode:	44, 42, 40, 38.	Differenz = 2°
II. „	38, 34	= 4°
III. „	34, 28	= 6°

Daraus geht hervor, daß, da die erstarrten Kügelchen eine krystallinische Masse vorstellen, diese Krystalle periodisch entstehen, wobei die Pausen zwischen diesen Perioden nach einer arithmetischen Progression zunehmen.

Wir wollen nun sehen, was diese Gruppen vom krystallographischen Standpunkt aus darstellen.

G. TAMMANN<sup>1)</sup> studierte die Krystallisationsgeschwindigkeit und kam zu dem Schlusse, daß die Erscheinung des Polymorphismus allen Stoffen eigentümlich ist. Er sagt: „Läßt man eine Flüssigkeit erheblich unterkühlen, so kann man mit großer Wahrscheinlichkeit darauf rechnen, daß in verschiedenen Temperatur- und Druckgebieten verschiedene polymorphe Krystalle spontan auftreten werden“ (p. 66). In einer anderen Abhandlung<sup>2)</sup> sagt

1) Ueber die Krystallisationsgeschwindigkeit, III. Zeitschr. für physik. Chemie, Bd. XXIX, No. 1, p. 51—76, 1899.

2) Ueber die Abhängigkeit der Zahl der Kerne, welche sich in verschiedenen unterkühlten Flüssigkeiten bilden, von der Temperatur. Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. XXV, No. 3, p. 441, 1898.

er, daß die Frage, in welchen Formen im Maximum irgend ein Stoff krystallisiert, vorläufig noch nicht entschieden ist.

W. OSTWALD<sup>1)</sup> studierte die Entstehung fester Körper und sagt unter anderem: „Es wird unzweifelhaft Fälle geben, wo bei einer gegebenen Umwandlung eine weniger stabile Zwischenform zwar vorhanden ist, aber nicht beobachtet wird. In solchen Fällen kann immer angenommen werden, daß diese Zwischenform zwar entsteht, sich aber augenblicklich weiter verwandelt“ (p. 309).

Die Para-Nitrotoluol-Kügelchen geben also, indem sie erstarren, polymorphe Formen; die Zwischenräume zwischen den Gruppen finden deshalb statt, weil während dieser Zeit im Kügelchen ein Krystallembryo entsteht, aber von der labilen Form, welche nach OSTWALD sofort zerfällt; seine Umwandlung in eine stabile Form kann aber nur bei einer anderen tieferen Temperatur statthaben.

Da die Zwischenräume zwischen den Bildungsperioden der polymorphen Krystalle unserer Substanz nach arithmetischer Progression wachsen, während die Unterkältung der Flüssigkeit eine Grenze hat, welche im Maximum nur  $-273^{\circ}$  betragen kann (absoluter Nullpunkt), so kann man leicht voraussehen, daß die Anzahl der polymorphen Form irgend einer Substanz eine begrenzte ist. Bei Para-Nitrotoluol sind sechs solcher polymorphen Formen entstanden (wie es aus der oben angeführten Tabelle zu ersehen ist). Wenn die Regelmäßigkeit ihrer Entstehung auch weiter so erfolgt, so erhalten wir noch folgende Temperaturen, bei welchen die Krystallformen entstehen würden:

$28 - 8 = 20$ ;  $20 - 10 = 10$ ;  $10 - 12 = -2$ ;  $-2 - 14 = -16$ ;  $-16 - 16 = -32$ ;  $-32 - 18 = -50$ ;  $-50 - 20 = -70$ ;  $-70 - 22 = -92$ ;  $-92 - 24 = -116$ ;  $-116 - 26 = -142$ ;  $-142 - 28 = -170$ ;  $-170 - 30 = -200$ ;  $-200 - 232 = -232$ ;  $-232 - 34 = -266$ , d. h. noch 14 Formen und zusammen 20 stabile polymorphe Formen.

Wir werden in der zweiten Abhandlung sehen, daß Para-Nitrotoluol viel früher aufhört, neue Krystallformen zu bilden, als bei dem absoluten Nullpunkt, und folglich viel weniger Formen besitzt als 20.

Wenn wir einen anderen Stoff nehmen würden, so hätten wir

1) Studien über die Bildung und Umwandlung fester Körper. I: Uebersättigung und Ueberkältung. Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. XXII, Nr. 3, p. 289—330, 1897.



bei ihm, wenn nicht die identische, so wenigstens eine ähnliche Erscheinung erhalten, wie es die Versuche von OSTWALD und hauptsächlich von TAMMANN über die Unterkältung der Flüssigkeiten ergeben.

Somit kommen wir zu dem Schlusse, daß sowohl in der organisierten, wie auch in der anorganisierten Welt die Formbildung nach begrenzten und ganz bestimmten Richtungen vor sich geht, wobei die Anzahl der Formen von physiko-chemischen Eigenschaften des Stoffes abhängt.

# Das untere Schlundganglion von *Distoma hepaticum*.

Von

**K. Marcinowski.**

Hierzu Tafel XXVII.

---

1880 beschreibt SOMMER in seiner Monographie von *Distoma hepaticum* als centralen Teil des Nervensystems: ein oberes Schlundganglienpaar, unter sich durch eine obere Schlundkommissur verbunden und durch 2 seitliche Kommissuren mit einem medianen unpaaren unteren Schlundganglion vereinigt. Dieses untere Schlundganglion war das erste und lange Zeit hindurch auch das einzige bei Plathelminthen bekannte. Von späteren Untersuchern konnte es nie mit Sicherheit nachgewiesen werden. In der im gleichen Jahre erschienenen Arbeit von LANG<sup>1)</sup> über das Nervensystem der Plathelminthen ist es nicht erwähnt, und die seitlichen Kommissuren SOMMER's sind als kleine, zum Pharynx verlaufende Nerven beschrieben. *Dist. hepat.* ist ein Jahr später von MACÉ<sup>2)</sup> untersucht worden. Dieser giebt an, das Ganglion bei Präparation noch frischer, lebender Tiere gesehen zu haben, fügt aber hinzu, daß es ihm niemals gelungen sei, dasselbe auf Schnitten mit Sicherheit nachzuweisen. Später hat dann POIRIER<sup>3)</sup> nach dem unteren Schlundganglion von *Dist. hepat.* gesucht und giebt an, er habe dasselbe niemals finden können, habe vielmehr „geglaubt, immer gesehen zu haben, daß sich der Pharynxnerv in der Wand des Pharynx verliere“. Die neueste Arbeit, die auf diesen Gegen-

---

1) Mitteil. aus d. zoolog. Stat. Neapel, II.

2) Recherches anatomiques sur la grande douve du foie, Paris 1881, Dissert.

3) Contribution à l'histoire des Trématodes. Arch. d. Zool. expér. et génér., 1885.

stand Bezug hat, stammt von HAYET<sup>1)</sup>, der das Nervensystem von *Dist. hep.* zum Gegenstand einer speciellen Untersuchung machte. Er bildet eine untere Schlundkommissur ab, in deren Verlauf sich, besonders seitlich, Ganglienzellen eingelagert finden; die Frage nach dem Ganglion berührt er nicht.

Die Frage nach dem unteren Schlundganglion der Plathelminthen ist neuerdings von EISEN<sup>2)</sup> wieder angeregt worden. Er erblickt in dem Vorhandensein eines solchen, unabhängig von den beiden Längsnervensträngen bestehenden Ganglions einen Einwand gegen die von LANG begründete Homologisierung der ventralen Längsnervenstränge der Plathelminthen mit der Bauchganglienkeite der Anneliden. Der Berufung auf das SOMMER'sche Ganglion fügt er hinzu, daß er es für sehr zweifelhaft halte, daß sich das Verhalten bei *Distomum* bei einer Erweiterung der Kenntnisse über das Nervensystem der Trematoden als isolierter Fall herausstellen wird.

Die Verwertung des SOMMER'schen Befundes in der wissenschaftlichen Polemik einerseits, der Widerspruch, in dem dieser Befund zu den Angaben über das Nervensystem anderer Trematoden steht, andererseits, schließlich der Umstand, daß es noch keinem nach SOMMER gelungen war, das Ganglion mit Sicherheit festzustellen, legte das Bedürfnis einer erneuten Untersuchung des Gegenstandes nahe. Die Anregung zu einer solchen, sowie zur Veröffentlichung ihres Resultates verdanke ich der Güte meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. LANG.

Als Material dienten mir teils in Sublimat, teils in Alkohol fixierte ausgewachsene Exemplare, von denen ich Horizontal-, Sagittal- und Querschnittserien anfertigte. Unter den angewandten Färbemethoden erwiesen sich als die geeignetsten zur Darstellung des Nervensystems: VOM RATH und MALLORY's Hämatoxylin für die Feststellung des Faserverlaufes, während Anzahl, Beziehungen und histologische Struktur der Ganglienzellen am klarsten bei Färbung mit DELAFIELD's oder GRENACHER's Hämatoxylin + Pikrinsäure hervortraten. Die besten Uebersichtsbilder über das gesamte Nervensystem lieferte die VAN GIESON'sche Methode.

Das Ergebnis der Untersuchung ist das folgende. Es finden sich am ganzen Umfang des Pharynx und Oesophagus kleine

1) La Cellule, 1900, Fasc. 2.

2) Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitteil. aus d. zool. Stat. Neapel, 1899.

Bd. XXXVII, N. F. XXX.

Ganglienzellen. Scharf umgrenzte, stark färbbare Kerne mit meist deutlichem Kernkörperchen liegen in einheitlich scheinender Grundsubstanz, die an vielen Stellen in zum Pharynx gerichtete Fortsätze übergeht (Fig. I, III).

Die Anordnung der Ganglienzellen ist am deutlichsten aus einer Querschnittserie zu ersehen aus der ich 3 Bilder (Fig. I, II, III) herausgreife. Zunächst tritt sich am proximalen Teil des Pharynx (Fig. I) eine große Anzahl von Zellen in ziemlich lockerer Anordnung. Die Zellen sind zum größten Teil dem Anfangsteil des Pharynxnerven ein- und angelagert und dementsprechend an den seitlichen Pharynxwänden, vor allem an der Außenfläche des Protractor pharyngis am häufigsten. Weiter distalwärts (Fig. II) nimmt ihre Anzahl ab. Sie finden sich nur noch vereinzelt, in unregelmäßiger Anordnung. Erst an der Uebergangsstelle des Pharynx in den Oesophagus kommt es von neuem zu einer Anhäufung von Ganglienzellen (Fig. III). Hier liegen sie dicht gedrängt an der ganzen Peripherie. Aus dem Sagittalschnitt Fig. IV und dem schematischen Uebersichtsbild Fig. V sind diese Verhältnisse ebenfalls ersichtlich.

Wenn man diesen beiden Ganglienbezirken überhaupt den Wert von Ganglien zuerkennen wollte, so könnte man sie als Peripharyngeal- und Periösophagealganglion bezeichnen. Sie sind aber wohl zu wenig konzentriert und scharf umschrieben, um das zu rechtfertigen.

Diese Ganglienbezirke stellen offenbar noch ein primitives Stadium dar, das einem diffusen Nervensystem wesentlich näher steht, als das Nervensystem solcher Formen, denen das lokale motorische Centrum am Pharynx fehlt und bei denen die den Pharynx innervierenden Zellen jedenfalls im Gehirn selbst liegen. Der Uebergang zu dieser letzteren Form ist vermutlich so erfolgt, daß sich die dem Pharynx außen anliegenden Zellen ins Gehirn hinein verlagerten und zwar auf dem durch den Pharynxnerven gegebenen Weg. Das Verhalten des proximalen Ganglienbezirkes bei Dist. hepat. macht diese Idee sehr wahrscheinlich. Die Zellen liegen hier stellenweise dem Gehirn so nahe, daß in der That nicht viel fehlte, und ihre Einwanderung ins Gehirn wäre vollendet.

Der distale Ganglienbezirk ist hinsichtlich der Mächtigkeit seiner einzelnen Teile wechselnd, selten ventral oder dorsal verdickt, häufiger seitlich stärker entwickelt. Immer aber handelt es sich um einen ununterbrochenen Ganglienring. Von einer auch nur andeutungsweise vorhandenen Sonderung seiner ventralen



Partie ist nichts zu sehen. An den distalen Partien des Oesophagus sind vereinzelt der Wandung anliegende Ganglienzellen noch häufig.

Ansammlungen von Ganglienzellen finden sich auch der Wandung der Mundhöhle angelagert, und da bei protrahiertem Pharynx der ventrale Teil der Mundhöhle in Form einer sackartigen Einstülpung unter den Pharynx zu liegen kommt, so entsteht auf Quer- und Horizontalschnitten, die die Wand der Mundhöhle tangential treffen, das Bild einer unter dem Schlunde gelegenen Ganglienmasse (Fig. II). Es ist aber wohl nicht anzunehmen, daß SOMMER durch dieses Bild getäuscht worden ist. Beschreibung und Zeichnung seines unteren Schlundganglions machen es viel wahrscheinlicher, daß es mit dem distalen Ganglienbezirk des Pharynx identisch ist, und daß der SOMMER'schen Darstellung Präparate von einem Tier zu Grunde lagen, bei dem die ventrale Verdickung des Ganglienringes, die ich, wie erwähnt, gelegentlich auch sah, besonders ausgeprägt war, so daß die dorsalen und lateralen Elemente des Ringes im Verhältnis hierzu so zurücktraten oder zu Gunsten des ventralen Teiles so stark reduziert waren, daß das Bild des Ringes verloren ging und sein ventraler Teil als, wenn auch wohl kaum scharf umschriebenes, so doch immerhin deutlich markiertes ventrales Ganglion erschien. Bei der großen individuellen Schwankungsbreite in der Anordnung dieser Ganglienzellen ist ein solcher Fall jedenfalls denkbar.

Was die seitliche Kommissur SOMMER's, den Pharynxnerven LANG's anlangt, so entspringt er aus der ventralen Partie des Gehirns als ziemlich kräftiger Stamm, dessen Fasern aber zum größten Teil schon an der proximalen Ganglienanhäufung enden. An Volumen reduziert, zieht der Nerv von hier aus weiter distalwärts und erreicht den distalen Ganglienbezirk in dessen seitlichen Abschnitten, und zwar häufig der Dorsalseite des Pharynx genähert. Fig. V giebt in schematischer Darstellung einen Ueberblick über diese Verhältnisse.

Von den lateralen Teilen des Ganglienringes scheint auch in erster Linie die Innervation des Pharynx auszugehen. Regelmäßig sieht man von hier aus einen Nervenast jederseits in den Pharynx eintreten, woselbst er nach vorn gerichtet verläuft und mit einem Fasergeflecht in Verbindung steht, dem die „großen Zellen“ des Pharynx, die Myoblasten BETTENDORF's <sup>1)</sup>, eingelagert sind.

1) Ueber Muskulatur u. Sinneszellen bei Trematoden, Rostock 1897.

Wie weit dieses Fasernetz (Fig. IV) von Nervenfasern, wie weit etwa von den Sarkoplasmafortsätzen der Myoblasten selbst gebildet wird, ist schwer zu entscheiden. Auch BRANDES<sup>1)</sup> fand die Zellen in ein solches Fasergeflecht, wie er angiebt, ein Nervengeflecht, eingelagert, und zwar im Saugnapf von *Gastrothylax*, und zieht, gestützt auf diesen Befund, die Natur der Zellen als Myoblasten in Frage, indem er sich der älteren Ansicht zuneigt, daß es sich um periphere Ganglienzellen handle. Für die großen Zellen im Pharynx von *Dist. hepat.* wäre eine solche Annahme jedenfalls unzulässig. Denn ich sah Zellen inmitten dieses Geflechtes liegen, deren Zusammenhang mit Muskelfasern zweifellos erkannt werden konnte.

Faserzüge, die ventral vom Pharynx die Medianlinie überschreiten, sind nur in sehr geringer Anzahl vorhanden und selten mit Sicherheit nachzuweisen. Soweit also eine ventrale Kommissur, wie sie HAVET<sup>2)</sup> beschreibt, existiert, ist sie jedenfalls von untergeordneter Bedeutung, und den ganzen Pharynxnerven einschließlich dieser Kommissurfasern als unter dem Schlunde verlaufende Kommissur zu bezeichnen, sicher nicht gerechtfertigt.

Als Ergebnis meiner Untersuchung betrachte ich den Nachweis, daß die Ganglienzellen, die bei *Dist. hepat.* das lokale motorische Centrum des Pharynx darstellen, weder hinsichtlich ihrer Lagebeziehung zum Pharynx, noch vor allem in Bezug auf ihr Innervationsgebiet dem unteren Schlundganglion der Anneliden vergleichbar sind.

Was das Nervensystem anderer Trematoden anlangt, so stimmen die zahlreichen Untersuchungen, die darüber vorliegen, mit einer noch zu erwähnenden Ausnahme darin überein, daß ein unteres Schlundganglion in ihnen nicht erwähnt ist, oder sein Fehlen sogar besonders betont wird. Hier sind vor allem die umfangreichen Arbeiten von LOOSS<sup>3)</sup> zu nennen, der die meisten der von ihm beschriebenen Arten auch auf das Nervensystem hin untersuchte, ferner die Untersuchungen von TASCHENBERG<sup>4)</sup>,

1) Die Gattung *Gastrothylax*. Abh. Nat. Ges. Halle, Bd. XXI.

2) loc. cit.

3) a) Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI. — b) Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung d. Distomeenkörpers. Bibl. zool., Bd. XVI, Stuttgart 1894. — c) Recherches sur la Faune parasitaire de l'Égypte, Leipzig 1894.

4) Weitere Beiträge zur Kenntnis ektoparasitischer Trematoden. Festschr. d. Naturf. Gesellsch. Halle, 1879.

KERBERT<sup>1)</sup>, GAFFRON<sup>2)</sup>, FISCHER<sup>3)</sup>, MONIER<sup>4)</sup>, HECKERT<sup>5)</sup>, CREUTZBURG<sup>6)</sup>, LINSTOW<sup>7)</sup>, LEUCKART<sup>8)</sup>, NOACK<sup>9)</sup>, E. WALTER<sup>10)</sup>, KNOCH<sup>11)</sup>, ODHNER<sup>12)</sup>, BUTTEL-REEPEN<sup>13)</sup> u. A. Diese Aufstellung — sie umfaßt Untersuchungen von etwa 50 verschiedenen Trematodenarten — macht keinen Anspruch auf Ausführlichkeit. Ihr Zweck ist nur, darzuthun, daß die Vermutung EISIG's, es möchte sich auch bei anderen Trematoden das SOMMER'sche Ganglion noch auffinden lassen, wohl kaum mehr begründet ist.

Zwei interessante Fälle, wie das motorische Centrum des Pharynx auftreten kann, müssen noch berücksichtigt werden. Der erste betrifft das von LOOSS beschriebene *Dist. tereticolle*. Er schreibt<sup>14)</sup>: „Ich habe bei einigen der von mir studierten Arten (*Dist. tereticolle*, *globiporum*) eine sehr feine, unter dem Oesophagus hinziehende Verbindung der Cerebralganglien angetroffen. Es sind einige feine Fasern, die besonders bei dem größeren *Dist. tereticolle* an dem tiefsten Punkt ihres Verlaufes einige angelagerte Ganglienzellen zeigen; den Eindruck eines specifischen Ganglions machen diese Elemente aber nicht.“ In der Abbildung, die LOOSS

1) Beitrag zur Kenntniss der Trematoden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XIX, 1881.

2) Zum Nervensystem der Trematoden. Zool. Beitr., A. SCHNEIDER, Bd. I, 1884.

3) Ueber den Bau von *Opisthotrema cochleare*. Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. XL, 1884.

4) Description du *Distoma ingens* etc. Bull. de la Soc. zool. de France, T. XI, 1886.

5) Untersuchungen über die Entw.- u. Lebensgeschichte von *Dist. macrostomum*. Bibl. zool., 1889.

6) Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau von *Distomum ovocaudatum*, Dissert., Leipzig 1890.

7) Ueber den Bau und die Entwicklung des *Dist. cylindraceum*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890.

8) Die Parasiten des Menschen und die von ihnen hervorgerufenen Krankheiten, 2. Aufl., Bd. I, 2. Abt., 1886—1901.

9) Die Anatomie u. Histologie des *Dist. clavigerum*, Dissert., Rostock 1892.

10) Untersuchungen über den Bau der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVI, 1893.

11) Topographie des Exkretionsapparates u. Nervensystems von *Dist. lanceolatum*, Dissert., Würzburg 1894.

12) *Aporocotyle simplex*, ein neuer Typus von ektoparasitischen Trematoden. Centralbl. f. Bakt., 1. Abt., Bd. XXVII, p. 62.

13) Zwei große Distomeen. Zool. Anz., Bd. XXIII, p. 585.

14) Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomeenkörpers. Bibl. zool., Bd. VI, p. 151, Stuttgart 1894.

giebt, liegen die Ganglienzellen an der Grenze von Pharynx und Oesophagus, und zwar zu beiden Seiten des letzteren. Dasselbe Bild erhielt auch ich bei der Untersuchung lebender Tiere. Genaueres über die Verteilung der Zellen zu ermitteln, war mir leider nicht möglich. Zwar erkennt man auf Schnitten am ganzen Umfang des Oesophagus Zellansammlungen. Zum großen Teil handelt es sich aber wohl um Drüsenzellen, und die sichere Deutung der einzelnen Elemente ist mir nicht überall gelungen. Ueber das Innervationsgebiet der in der „Kommissur“ liegenden Zellen giebt Looss nichts Genaueres an, hält es aber für wahrscheinlich, daß sie ihre Fortsätze an den Pharynx und Oesophagus schicken. So unvollständig diese Angaben auch sind, so viel scheint mir mit Sicherheit aus ihnen hervorzugehen, daß die von Looss erwähnten Zellen sich dem distalen Ganglienbezirk von Dist. hepat. vergleichen lassen, daß seine Kommissur dem Pharynxnerven entspricht, daß ferner bei Dist. tereticolle ebensowenig wie bei Dist. hepat. von einem wohlumschriebenen Ganglion die Rede sein kann, und daß die Ganglienzellen im einen wie im anderen Falle nicht auf die Ventralseite des Pharynx beschränkt sind.

Der einfachste Fall solchen Pharynxnervensystems findet sich wohl nach BETTENDORF's<sup>1)</sup> Darstellung bei einem Cercariaeum. „Ganz konstant fand ich in die beiden Pharynxnerven kurz vor ihrem Eintritt in den Pharynx je eine Ganglienzelle eingelagert. Vielleicht sind diese identisch mit dem von SOMMER bei Dist. hepat. beschriebenen ‚unteren Schlundganglion‘, welches er durch seitliche Kommissuren (meine Pharynxnerven) mit den beiden Hirnganglien in Verbindung treten läßt.“

Schließlich habe ich noch zu erwähnen, daß LINSTOW<sup>2)</sup> bei *Phylline Hendorffi*, einer Tristome, ein „hinter dem Schlunde gelegenes Ganglion“ beschrieben hat. *Phylline Hendorffi* war mir leider für eine Nachuntersuchung nicht zugänglich. Das diesem sehr nahe stehende *Tristomum molae* hat aber jedenfalls nach LANG<sup>3)</sup> kein unteres Schlundganglion, und auch ich konnte an Exemplaren dieser Art, die mir Herr Prof. LANG freundlichst zur Verfügung stellte, weder von diesem Ganglion, noch auch von einer diffusen Anhäufung von Ganglienzellen in der Gegend des Pharynx etwas sehen.

1) Ueber Muskulatur u. Sinneszellen bei Trematoden, Dissert., Rostock 1897.

2) Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.

3) Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel, 1880.



**Leydig,** Dr. Franz, emerit. Prof., Horae Zoologicae. Zur vaterländischen Naturkunde. Ergänzende sachliche und geschichtliche Bemerkungen. 1902. Preis: 6 Mark.

Aus dem Inhalt: **Abchnitt I.** Landschaft. — **Vegetation.** Tauberhöhe, Taubergrund, Mainthal, Saaletal etc. (S. 1—61). **Abchnitt II.** Tiere. — Vorkommen, Bau und Leben. Sporozoen, Flagellaten bis Vögel, Säugetiere (S. 62—208). Beilagen: Zur Veränderung des Einzelwesens. Zur Veränderung der Fauna. Rückgang der Tierbevölkerung. Zur Abstammungslehre (S. 209—222). **Abchnitt III.** Geschichtliches. Linné, Rothenburg o. T., Windsheim etc. (S. 223—273). — Verzeichnis der litterarischen Veröffentlichungen des Verfassers.

**Mach,** Dr. E., em. Professor an der Universität Wien, Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. Mit 36 Abbildungen. **Vierte vermehrte Auflage.** 1903. Preis: brosch. 5 Mark, geb. 6 Mark.

**Riedel,** Prof. Dr. B., Direktor der chirurgischen Klinik zu Jena, Die Pathogenese, Diagnose und Behandlung des Gallensteinleidens. Mit 27 Abbildungen. Erweiterter Abdruck aus dem „Handbuch der Therapie innerer Krankheiten“ herausgegeben von Penzoldt und Stintzing. 1903. Preis: 3 Mark 60 Pf.

**Rosa,** Daniel, Prof. d. Zoologie u. vergleichenden Anatomie a. d. k. Universität Modena, Die Progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Im Einverständnis mit dem Verfasser aus dem Italienischen übersetzt von Prof. Dr. Heinrich Bosshard, Zürich. 1902. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Schneider,** Dr. Karl Camillo, Privatdozent an der Universität Wien, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Mit 691 Abbildungen im Text. Preis: 24 Mark.

**Schulz,** Dr. Fr. N., a. o. Prof. an d. Universität Jena, Studien zur Chemie der Eiweissstoffe. Zweites Heft: Die Grösse des Eiweissmoleküls. 1903. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Skutsch,** Dr. Felix, Professor an der Univers. Jena, Geburtshilfliche Operationslehre. Mit 145 Abbildungen im Text. 1901. Preis: brosch. 8 Mark, geb. 9 Mark.

Deutsche med. Wochenschrift, 1901, No. 38:

Es war ein direktes Bedürfnis, die neueren und neuesten Methoden nach Indikationen und Technik zusammenfassend und ausführlicher, als dies in einem Lehrbuch der gesamten Geburtshilfe möglich ist, behandelt zu sehen. Diese Aufgabe ist in Skutsch's Werk in der dem Autor eigentümlichen ruhigen, klaren und gründlichen Darstellungsweise erfolgreich gelöst.

Das durch Inhalt und Ausstattung gleich empfehlenswerte Werk sollte in der Bibliothek jeden Praktikers einen ständigen Platz neben dem Lehrbuch der Geburtshilfe haben.

**Vetter,** Dr. phil. Benjamin, Prof. an der fgl. sächs. technischen Hochschule zu Dresden. † 2. Januar 1893, Die moderne Weltanschauung und der Mensch. Sechs öffentliche Vorträge. Mit einem Vorwort von Prof. Dr. Ernst Haeckel in Jena. Vierte Auflage. 1903. Preis: broschiert 2 Mark, gebunden 2 Mark 50 Pf.

**Vogt,** Oskar, Neurobiologische Arbeiten. Erste Serie: Beiträge zur Hirnfaserlehre. Erster Band: Atlas vollständig, 1. Lieferung des Textes: Inhalt: I. Cécile und Oskar Vogt, Zur Erforschung der Hirnfaserung. Mit 60 Lichtdrucktafeln und 25 Figuren im Text. Text und Atlas. — II. Cécile und Oskar Vogt, Die Markreifung des Kindergehirns während der ersten vier Lebensmonate und ihre methodologische Bedeutung. Mit 115 Tafeln. 1902. Preis: cart. 80 Mark.

**Walther,** Dr. Joh., Professor an d. Universität Jena, Geologische Heimatskunde von Thüringen. Zweite vermehrte Auflage.

Mit 120 Leitfossilien in 142 Figuren und 16 Text-Profilen. Preis: brosch. 3 Mark, geb. 3 Mark 50 Pf.

**Weber,** Max, Professor in Amsterdam, Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Nach einem Vortrag

auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Karlsbad am 22. Sept. 1902 gehalten, in erweiterter Form herausgegeben. Mit einer Karte. Preis: 1 Mark.

**Weismann,** Prof. August, Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität Freiburg i. B. Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren. 2 Bände. 1902. Preis: 20 Mark, elegant geb. 22 Mark 50 Pf.

Inhalt: Allgemeine und historische Einleitung. — Das Prinzip der Naturzüchtung. — Die Färbungen der Tiere und ihre Beziehungen auf Selektionsvorgänge. — Eigentliche Mimikry. — Schutzvorrichtungen bei Pflanzen. — Fleischfressende Pflanzen. — Die Instinkte der Tiere. — Lebensgemeinschaften oder Symbiosen. — Die Entstehung der Blumen. — Sexuelle Selektion. — Intraselektion oder Histonalselektion. — Die Fortpflanzung der Einzelligen. — Die Fortpflanzung durch Keimzellen. — Der Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Einzelligen. — Die Keimplasmatheorie. — Regeneration. — Anteil der Eltern am Aufbau des Kindes. — Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. — Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen. — Germinalselektion. — Biogenetisches Gesetz. — Allgemeine Bedeutung der Amphimixis. — Inzucht, Zwittertum, Parthenogenese und asexuelle Fortpflanzung und ihr Einfluss auf das Keimplasma. — Medium-Einflüsse. — Wirkungen der Isolierung. — Bildung abgegrenzter Arten. — Artenentstehung und Artentod. — Urzeugung und Schluss.

**v. Wettstein,** Dr. Richard, Professor an der Universität Wien, Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum

Darwinismus. Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der 74. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad am 26. September 1902. Mit Anmerkungen und Zusätzen. Preis: 1 Mark.

**Wiedersheim,** Dr. Robert, o. ö. Prof. der Anatomie und vergleich. Anatomie, Direktor des anatom. Instituts der Universität Freiburg i. B., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Für Studierende bearbeitet. Fünfte, vielfach umgearbeitete und stark vermehrte Auflage des „Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere“. Mit 1 lithograph. Tafel und 379 Textabbildungen in 711 Einzeldarstellungen. 1902. Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark.

**Ziegler,** Dr. Heinrich Ernst, Professor an der Universität Jena, Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie.

Vortrag gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg am 26. Sept. 1901, mit Anmerkungen und Zusätzen herausgegeben. 1902. Preis: 1 M. 50 Pf.

— Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.

**Ziehen,** Dr. Th., Prof. in Utrecht, Leitfaden der Physiologischen Psychologie in 15 Vorlesungen. Mit 28 Abbildungen im Text. Sechste, teilweise umgearbeitete Auflage. Preis: 5 Mark, geb. 6 Mark.

Jenaische Zeitschrift  
für  
**NATURWISSENSCHAFT**

herausgegeben  
von der  
medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

**Siebenunddreissigster Band.**

Neue Folge, Dreissigster Band.

Viertes Heft.

Mit 6 Tafeln und 14 Figuren im Text.

Inhalt.

- LAASER, PAUL, Die Zahnleiste und die ersten Zahnanlagen der Selachier.  
Mit Tafel XXVIII und 13 Figuren im Text.  
LONSKY, F., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Darm-  
rohres und des Urogenitalsystems von Hyrax. Mit Tafel XXIX.  
NEUHAUS, CARL, Die postembryonale Entwicklung der Rhabditis nigro-  
venosa. Mit Tafel XXX-XXXII und 1 Figur im Text.  
FISCHER, ERICH, Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus vom Hyrax.  
Mit Tafel XXXIII.  
Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena  
für das Jahr 1902 erstattet von WILHELM BIEDERMANN, d. Z. I. Vor-  
sitzenden.

Preis: 14 Mark.

J e n a ,  
Verlag von Gustav Fischer.  
1903.



**Auerbach,** Dr. Felix, Prof. an der Universität Jena, Die Weltherrin und ihr Schatten. Ein Vortrag über Energie und Entropie. 1902.

Preis: 1 Mark 20 Pf.

Chemische Zeitschrift, II. Jahrg. Nr. 1, vom 1. Oktober 1902:

Es ist gewiss keine leichte Aufgabe, einem Kreise von selbst sehr gebildeten Laien beiderlei Geschlechts ein derart abstraktes Thema, wie es die Lehre von der Erhaltung und Vernetzung der Energie ist, in wissenschaftlicher, aber doch leicht fasslicher und schmackhafter Form vorzutragen. Dieser schwierigen Aufgabe jedenfalls sehr weitgehend gerecht zu werden, ist Auerbach in der Tat gelungen . . . . Dem mit dem Gegenstande Vertrauten dagegen wird die Lektüre des durch einige Erweiterungen und Anmerkungen vervollständigten Vortrages zweifellos einige genussreiche Stunden bereiten.

**Benedikt,** Prof. Dr. M., Wien, Das biomechanische (neo-vitalistische) Denken in der Medizin und Biologie. 1902. Preis:

1 Mark 50 Pf.

**Chun,** Carl, Aus den Tiefen des Weltmeeres. Schilderungen von der deutschen Tietsee-Expedition. Mit 6 Chromolithographien, 8 Heliogravüren, 32 als Tafeln gedruckten Vollbildern und 482 Abbildungen im Text. Zweite umgearbeitete Auflage. Preis: brosch. 18 Mark, elegant gebunden 20 Mark.

Die Münchener Neueste Nachrichten vom 11. Januar 1901 sagen über die 1. Auflage:

Ueber das monumentale Werk selbst können wir uns jetzt ganz kurz lassen: es ist einer der vornehmsten und hervorragendsten Beiträge zur gemeinverständlichen Litteratur, ein glänzendes Zeugnis deutscher Forscherthätigkeit, ein bleibendes wertvolles Denkmal einer ergebnisreichen Forschungsreise — ein wahres Prachtwerk für das deutsche Volk. Die Verlagsbuchhandlung hat sich durch die prachtvolle Ausstattung mit den zahllosen hochinteressanten Illustrationen ein ausserordentliches Verdienst erworben. Der Preis des Werkes ermöglicht eine weite Verbreitung, die wir dem Chunschen Buche aufrichtig wünschen.

**Detmer,** Dr. W., Professor an der Universität Jena, Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Anleitung zu pflanzen-

physiologischen Experimenten. Für Studierende und Lehrer der Naturwissenschaften. Mit 163 Abbildungen. 1903. Preis: brosch. 5 Mark 50 Pf., geb. 6 Mark 50 Pf.

**von Fürth,** Dr. Otto, Privatdozent an der Universität Strassburg i. E., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. 1902. Preis: 16 Mark.

**Gärtner,** Dr. A., Prof. in Jena, Die Quellen in ihren Beziehungen zum Grundwasser und zum Typhus. Mit 22 Abbildungen

und 12 lithographischen Karten. Preis: 10 Mark.

Gesundheits-Ingenieur, Jahrg. 25, No. 14 (1902):

In diesem Buche legt der um die Hygiene sehr verdiente, bekannte Verfasser seine Ansichten über den Unterschied zwischen Quellen- und Grundwasser nieder und beschreibt ferner einige Typhusepidemien, welche aller Wahrscheinlichkeit nach durch Verseuchung von Quellwasser hervorgerufen worden sind.

Es ist dankenswert anzuerkennen, dass der Verfasser den beobachteten Thatsachen volle Geltung zu teil werden lässt . . . .

Durch die originelle Schreibweise des Verfassers gewinnt das Buch nur an Reiz! . . . .

**Gumprecht,** Dr. F., Professor in Weimar, Die Technik der speciellen Therapie. Ein Handbuch für die Praxis. Dritte umgearbeitete Auflage. Mit 182 Abbildungen im Text. 1903. Preis: brosch. 8 Mark,

geb. 9 Mark.

**Häcker,** Dr. Valentin, Professor an der Technischen Hochschule in Stuttgart, Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre.

Mit 4 Tafeln und 16 Textfiguren. 1902. Preis: 4 Mark.



# Die Zahnleiste und die ersten Zahnanlagen der Selachier.

Von

Dr. phil. Paul Laaser, Zahnarzt.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

Hierzu Tafel XXVIII und 13 Figuren im Text.

Im Jahre 1874 veröffentlichte OSCAR HERTWIG seine Schrift „Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und Zähne der Selachier“, welche für die Morphologie des Zahnsystems der Wirbeltiere von grundlegender Bedeutung ist und die ersten genauen Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Zähne und der Placoidschuppen der Selachier enthält; die Untersuchungen von OSCAR HERTWIG beziehen sich auf Embryonen von *Acanthias*, und ich werde bei dem Bericht über meine Befunde bei *Acanthias* auf diese Angaben zurückkommen, dieselben in den wichtigsten Punkten bestätigen und in mancher Hinsicht vervollständigen. Seit der genannten Schrift von OSCAR HERTWIG sind nur wenige Publikationen über die Entwicklung der Selachierzähne erschienen. Im Jahre 1896 behandelte TREUENFELS in seiner Dissertation <sup>1)</sup> die Bezahnung von *Myliobatis aquila* in vergleichend-anatomischer Hinsicht und machte auch einige embryologische Angaben, welche sich auf *Myliobatis* und auf *Torpedo* beziehen. Dann besprach JENTSCH (1897) ebenfalls in einer Dissertation seine Befunde bei *Mustelus*- und *Acanthias*-Embryonen, auf welche ich später zurückkomme. Beinahe gleichzeitig erschien die wichtige Publikation von ROESE (No. 19 des Litteraturverzeichnisses), welche die Histogenie des Selachierzahnes betrifft.

Auf den gütigen Rat von Herrn Professor Dr. KÜENTHAL habe ich im zoologischen Institut zu Jena eine erneute Untersuchung der Entstehung der Bezahnung der Selachier begonnen und ebenda unter Leitung von Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER

---

1) Die Titel dieser und der weiterhin genannten Publikationen sind im Litteraturverzeichnis genauer angegeben (p. 576).

durchgeführt. Von Herrn Professor Dr. HAECKEL wurden mir aus den Vorräten des zoologischen Instituts sehr schöne Embryonen von *Spinax niger* zur Verfügung gestellt, welche Herr Dr. MAY auf einer Reise in Norwegen gesammelt hatte. Ferner erhielt ich zum Vergleich verschiedene Embryonen von *Mustelus laevis* und *Acanthias vulgaris*, welche in der zoologischen Station in Neapel konserviert worden waren. Ich habe meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Bildung der Zahnleiste und die erste Entstehung der Zähne gerichtet. Ich kann also von den ersten Stadien eine genauere Beschreibung als die früheren Autoren geben. — Beiläufig habe ich auch die Entstehung der Hautzähne in den Kreis der Untersuchung gezogen.

Das Material war teils in Solutio Perenyi, teils in Sublimat konserviert; die Embryonen wurden in Alkohol mit Salzsäure entkalkt und schließlich mit Boraxkarmin gefärbt; bei den größeren Embryonen von *Spinax niger* wurde die Doppelfärbung mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon angewandt.

Der größte Teil der Untersuchungsobjekte wurde sagittal geschnitten, jedoch einige auch transversal; ferner standen mir einige Querschnittserien aus dem zoologischen Institut zur Verfügung. — Es folgt nun ein Verzeichnis der von mir untersuchten Embryonen (die Länge von der Kopfspitze bis zur Schwanzspitze gemessen):

Spinax niger	3,5 cm	Mustelus laevis	4,7 cm
„ „	3,8 „	„ „	5 „
„ „	4,4 „	„ „	5,2 „
„ „	4,5 „	Acanthias vulgaris	4,5 „
„ „	4,9 „	„ „	5,5 „
„ „	8 „		
„ „	10 „		
„ „	12 „		

Eine vorläufige Mitteilung über meine Resultate habe ich im Anatomischen Anzeiger veröffentlicht (Bd. 17, 1900, p. 479—489).

## I. *Spinax niger* BONAP.

Zuerst beschreibe ich die Zahnentwicklung bei *Spinax niger*.

Bei einem Embryo von 3,5 cm Länge ist noch keine Zahnleiste vorhanden. Nur eine schwache Verdickung des Epithels zeigt sich in der Gegend, wo die Zahnleiste entstehen wird. Die Mesenchymzellen liegen unter dem Epithel nicht so locker wie

sonst, sondern ein wenig dichter. Die Kieferknorpel sind in diesem Stadium als eine dichte Masse von Mesenchymzellen angelegt, welche nicht scharf abgegrenzt ist und allmählich in das umgebende lockere Mesenchym übergeht; zwischen der Kieferanlage und dem Epithel liegen die Mesenchymzellen auch ziemlich dicht; es zieht sich die Verdichtung von der Anlage des Kieferknorpels allmählich gegen das Epithel hin. Das darüber liegende Epithel (welches später die Zahnleiste erzeugt) ist ein wenig verdickt, indem die untere Zellenlage desselben nicht wie sonst aus runden, sondern aus länglichen Zellen besteht; das Bild des Epithels ist an beiden Kiefern ein ähnliches, wie ich es von dem folgenden Stadium zeichne (Tafelfig. 1), und wie man es noch bei einem späteren Stadium am Oberkiefer in den distalen Teilen der Zahnleistenanlage, d. h. am Mundwinkel findet (Textfig. 3).

Bei einem Embryo von 3,8 cm Länge hat sich nicht viel verändert. An beiden Kiefern ist in der Gegend der Zahnleiste das Epithel verdickt (Tafelfig. 1). Im Oberkiefer ist noch keine Zahnleiste vorhanden, aber im Unterkiefer beginnt das Epithel in die Tiefe zu dringen, um die Zahnleiste zu bilden. An beiden Kiefern ist die Verdichtung des Mesenchyms in der Gegend der Zahnleiste sehr deutlich (Tafelfig. 1). Die Anlagen der Kieferknorpel (Palatoquadratum und Mandibel) sind nun besser von dem umgebenden Mesenchym abgegrenzt und durch die dichte Lagerung der Zellen von dem lockeren Mesenchym unterschieden. Die Mesenchymmasse, welche sich unter der Gegend der entstehenden Zahnleiste befindet, hängt nur in schmaler Verbindung mit der Mesenchymmasse des Kieferknorpels zusammen (Tafelfig. 1 bei \*).

Die nächstfolgenden Embryonen, welche mir zur Verfügung standen, hatten eine Länge von 4,4 und 4,5 cm. Dieses Stadium ist von besonderem Interesse, weil nun die Zahnleiste erschienen und eine Anzahl von Zahnanlagen vorhanden ist. Textfig. 1 ist ein durch den Oberkiefer und durch die Spitze des Unterkiefers gehender Querschnitt und zeigt die Zahnleiste des Oberkiefers auf beiden Seiten; man bemerkt 2 einspringende Falten der Mundschleimhaut, die nachher zu besprechenden inneren Mundfalten, darunter bemerkt man an dem einspringenden Winkel eine Verdickung des Epithels, welche die Anlage der Zahnleiste ist. — Auf dem Sagittalschnitt Textfig. 2 sieht man die Zahnleiste an beiden Kiefern. Am Oberkiefer bildet die Zahnleiste eine kurze einspringende Falte, am Unterkiefer bildet sie eine tiefe Falte, an deren Ursprung eine Zahnanlage ( $\alpha$ ) getroffen ist. Längs der Linie

in welcher sich die Zahnleiste bildet, entsteht an der Oberfläche eine Furche, die Zahnfurche (Textfig. 1 *zf*).

Fig. 1.

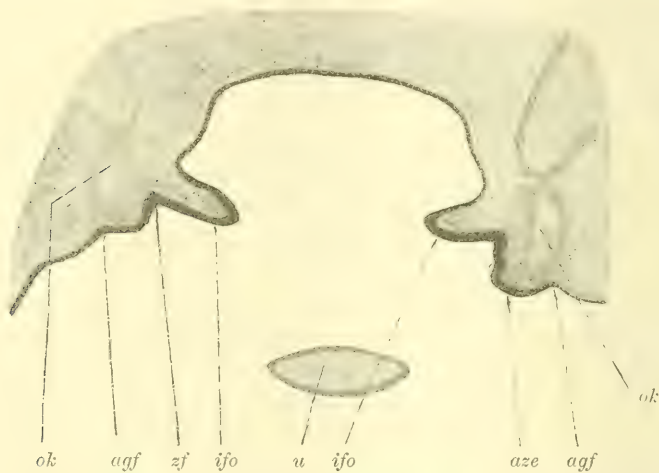


Fig. 1. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Querschnitt durch beide Oberkiefer. Das Epithel der Mundhöhle ist durch dunklen Ton bezeichnet. Die Zahnleiste ist als Verdickung des Epithels bemerklich. Vergr. 24. *agf* äußere Grenzfurche (des äußeren Zahnepithels), *aze* äußeres Zahnepithel (mit einer Zahnanlage), *ifo* innere Mundfalte des Oberkiefers, *ok* Oberkieferknorpel, *u* Spitze des Unterkiefers, *zf* Zahnfurche.

Fig. 2.



Fig. 2. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch Ober- und Unterkiefer nahe der Mitte. Das Epithel ist durch dunklen Ton bezeichnet. Vergr. 32. *agf* äußere Grenzfurche (des äußeren Zahnepithels), *ifo* innere Mundfalte des Oberkiefers, *ifu* innere Mundfalte des Unterkiefers, *ok* Oberkieferknorpel, *uk* Unterkieferknorpel, *z* Zahnanlage, *zl* Zahnleiste. Man vergleiche Textfig. 7.



Betrachten wir die Serie von Sagittalschnitten durch einen Embryo von 4,4 oder 4,5 cm, indem wir von der Seite her gegen die Mitte hingehen, so können wir am Oberkiefer sehr schön die Bildung der Zahnleiste verfolgen. In der Nähe des Mundwinkels besteht nur eine schwache Verdickung des Epithels (s. Textfig. 3); medianwärts gehend, trifft man dann eine Einfaltung des Epithels,

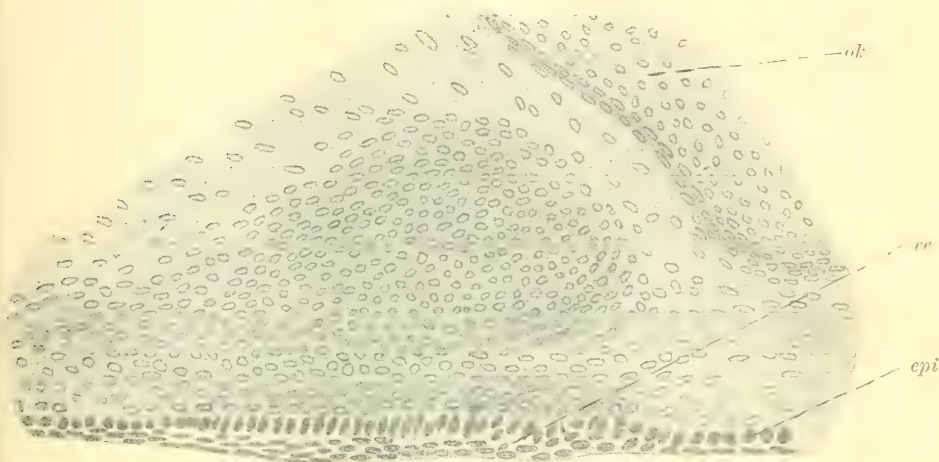


Fig. 3. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Oberkiefer, nicht weit vom Mundwinkel. Vergr. 204. *epi* Mundepithel innen an der Zahnleiste, *ok* Oberkieferknorpel, *ve* verdicktes Epithel, welches die Zahnleiste bilden wird.

also die Bildung der Zahnleiste. Gleichzeitig erscheint auch an der Oberfläche des Epithels des Oberkiefers die Zahnfurche (s. Textfig. 1, 2 u. 4). An der Zahnleiste zeigen sich Zahnanlagen, welche meist an der Außenseite der Zahnleiste an der Stelle liegen, wo das Epithel in die Zahnleiste umbiegt (Textfig. 4 *zp*). Das Epithel, welches auswärts von der Zahnleiste liegt, ist auch noch zur Bildung von Zähnen bestimmt; auf Schnitten, welche nicht sehr von der Medianebene entfernt sind, bemerkt man außerhalb des Kiefers eine Furche (Textfig. 1 u. 2); ich nenne diese Furche äußere Grenzfurche<sup>1)</sup>. Das Epithel, welches zwischen der Zahnleiste und zwischen dieser Furche liegt, muß mit einem

1) Ich muß zwischen der äußeren Grenzfurche und der Lippenfurche unterscheiden; die beiden Furchen haben verschiedene Bildungsursachen; die Entstehung der äußeren Grenzfurche hängt offenbar mit der Differenzierung des äußeren Zahnepithels zusammen.

besonderen Namen belegt werden, da es späterhin die äußeren Zähne des Gebisses bildet; ich bezeichne dasselbe als äußeres Zahnepithel, um dasselbe von dem Zahnepithel der Zahnleiste zu unterscheiden. Die ersten Zähne liegen also meist am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste<sup>1)</sup>. Nur wenige Zahnanlagen und gewöhnlich kleinere befinden sich in der Zahnleiste selbst. Was die Zahl der Zähne betrifft, so habe ich bei den 4,4 und 4,5 cm langen Embryonen im Oberkiefer 7 resp. 12 Zähne gefunden.



Fig. 4. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Oberkiefer nahe der Mitte. Vergr. 204. *dms* verdichtetes Mesenchym an der Zahnleiste, *epi* Mundepithel innen an der Zahnleiste, *ok* Oberkieferknorpel, *zl* Zahnleiste, *zp* Zahnpapille.

Betrachten wir nun den Unterkiefer desselben Stadiums, so sehen wir die Zahnleiste schon am Kieferwinkel beginnen; sie

1) TREUENFELS hat auch bei einem 3 cm langen Embryo von *Torpedo marmorata* die Zahnleiste gesehen und bei einem etwas älteren Embryo die Bildung des ersten Zahnkeims beobachtet; man erkennt aus der beigegebenen Figur, daß die erste Zahnanlage an der Zahnleiste nahe an dem Uebergang vom äußeren Epithel zur Zahnleiste gelegen ist.

geht sofort ziemlich weit in Tiefe, wie Textfig. 5 zeigt, welche nahe am Kieferwinkel liegt. Die Sagittalschnitte, welche im Oberkiefer nur erst eine Verdickung des Epithels erkennen lassen, zeigen im Unterkiefer schon die wohlausgebildete Zahnleiste, wie der Vergleich der Textfig. 3 und 5 zeigt, welche demselben

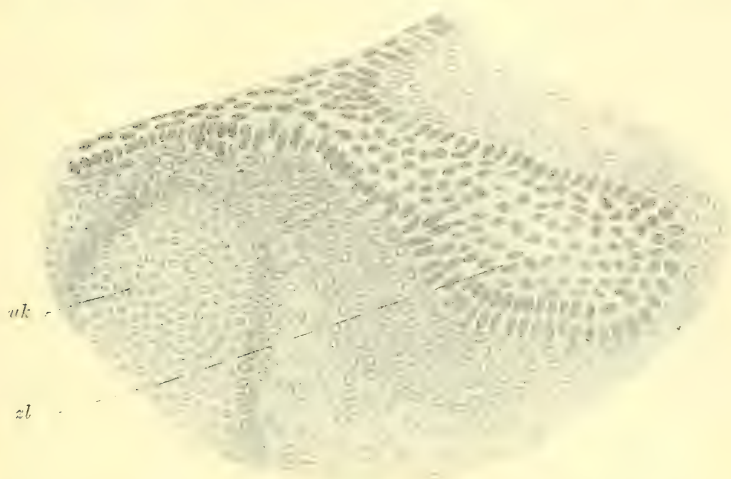


Fig. 5. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Unterkiefer, nicht weit vom Mundwinkel (derselbe Schnitt wie Textfig. 3). Vergr. 204. *uk* Unterkieferknorpel, *zl* Zahnleiste.

Schnitte angehören. Auch das äußere Zahnepithel ist im Unterkiefer auf solchen seitlichen Schnitten wohl zu erkennen, da es durch eine äußere Grenzfurche abgesetzt ist, wie sie im Oberkiefer erst mehr medianwärts gefunden wird (an Textfig. 2 sieht man die äußere Grenzfurche unten und oben). Da, wo das Epithel zur Bildung der Zahnleiste sich einfaltet, entsteht die Zahnfurche; dieselbe ist im Unterkiefer in der Nähe des Mundwinkels ganz flach, zeigt sich aber auf den mehr medianwärts gelegenen Schnitten sehr deutlich (Textfig. 2 und 6 *zf*).

Was die Zähne im Unterkiefer des vorliegenden Stadiums betrifft, so fand ich bei den 4,4 und 4,5 cm langen Embryonen 14 resp. 16 Zähne; dieselben liegen teils an dem Uebergang zwischen dem äußeren Zahnepithel und der Zahnleiste, teils an der Zahnleiste selbst; diejenigen Zähne, welche an ersterer Stelle liegen, sind am besten ausgebildet und besitzen hohe Papillen (s. Textfig. 2 *z*), während bei den anderen nur erst flachere Papillen bemerkbar sind (vergl. Textfig. 6 *zp*).

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß bei den Embryonen von *Spinax niger* die Zahnleiste im Unterkiefer etwas früher sich ausbildet als im Oberkiefer; dementsprechend war in dem vorliegenden Stadium auch im Unterkiefer eine etwas größere Zahl von Zähnen vorhanden als im Oberkiefer, wie dies die genannten Zahlen zeigen.

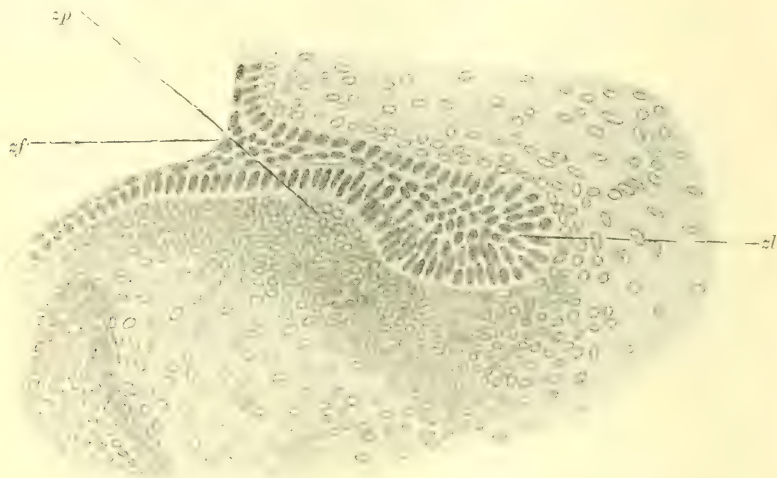


Fig. 6. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Unterkiefer nahe der Mitte. Links sieht man die Spitze des Unterkieferknorpels. Das Bild ist nach demselben Sagittalschnitt gezeichnet wie Textfig. 4. Vergr. 204. *zf* Zahnfurche, *zl* Zahnleiste, *zp* Zahnpapille.

Wie gesagt wurde, ist an den seitlichen d. h. den in der Nähe des Mundwinkels gelegenen Schnitten im Oberkiefer nur eine schwache Verdickung des Epithels vorhanden, aber unter dem Epithel befindet sich schon eine kräftige Verdichtung des Mesenchyms; von den beiden Vorgängen, welche die Bildung der Zahnleiste vorbereiten, nämlich der Mesenchymwucherung und der Epithelverdickung, scheint also die Mesenchymwucherung das Frühere zu sein oder wenigstens früher bemerkbar zu werden. Man konnte auch schon bei den anfangs erwähnten jungen Stadien bemerken, daß bei einer schwachen oder selbst kaum bemerkbaren Verdickung des Epithels schon eine beträchtliche Verdichtung des Mesenchyms vorhanden war.

Hinter der Zahnleiste bemerkt man an diesem Stadium schon die Bildung einer vorspringenden Falte im Unter- und Oberkiefer



(Textfig. 1 und 2); diese Falten sind einwärts gerichtet und nehmen späterhin an Größe zu. Ich nenne dieselben die inneren Mundfalten, da sie den inneren Rand der Mundhöhle umsäumen. Die obere der beiden inneren Mundfalten ist schon von außen zu sehen, wie Tafelfig. 2 zeigt, welche einen 4,4 cm langen Embryo von *Spinax niger* von unten gesehen darstellt.

Bei einem Embryo von 4,9 cm Länge finden wir nahezu dieselben Verhältnisse. Die Zahnleiste ist im Ober- und Unterkiefer etwas weiter ausgebildet. Jedoch ist die Bildung der Zahnleiste am Oberkiefer noch nicht bis zum Kieferwinkel vorgeschritten, sondern in der Nähe des Kieferwinkels immer noch lediglich durch eine schwache Verdickung des Epithels vorbereitet, über welcher eine deutliche Verdichtung des Mesoderms sich befindet. Zahnanlagen fand ich im Oberkiefer 8, im Unterkiefer 19. Manchmal stehen im Unterkiefer zwei Zahnanlagen hintereinander, indem die eine am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste, die andere an der Zahnleiste selbst weiter hinten sich befindet; jedoch kann diese Stellung in diesem Stadium noch nicht als etwas Regelmäßiges oder Gesetzmäßiges gelten.

Ein sehr interessantes und klares Bild in betreff der Entwicklung der Zahnleiste und Zahnanlagen lieferte mir ein Embryo von 8 cm Größe. Dieses Stadium entspricht hinsichtlich der Zahnleiste und Zahnentwicklung der Zeichnung, welche O. HERTWIG von *Acanthias vulgaris* 10 cm gegeben hat (l. c. p. 379 und Taf. XIII, Fig. 14). Im Ober- wie im Unterkiefer finden wir eine stark entwickelte Zahnleiste, welche auf dem Sagittalschnitt mehrere Zahnanlagen hintereinander zeigt (Textfig. 7, 8 und Tafelfig. 3). Diejenigen Zähne, welche am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste liegen, sind am weitesten ausgebildet; es ist dies begreiflich, da wir an den früheren Stadien gesehen haben, daß sie zuerst angelegt wurden. Diese Zähne besitzen schon eine ziemlich dicke, stark färbbare Dentinschicht. Diejenigen Zähne, welche im äußeren Zahnepithel liegen, und diejenigen, welche an der Zahnleiste liegen, sind nicht so weit entwickelt, besitzen also eine dünnere Dentinschicht oder entbehren derselben noch völlig. Je weiter nach innen an der Zahnleiste die Zähne gelegen sind, auf um so primitiverer Entwicklungsstufe befinden sie sich; denn während die Zahnleiste tiefer in das Mesenchym hineinwuchert, werden hinter den bestehenden Zahnanlagen neue Anlagen gebildet (Textfig. 7, 8 und Tafelfig. 3). Wir finden also

auf nahezu jedem Schnitt durch die Zahnleiste die verschiedenen Stufen der Ausbildung der Zähne: zuerst eine Erhebung des Epithels über einer dicht mit Mesenchymzellen erfüllten Papille; später eine stark sich färbende Dentinschicht und im Innern des Zahnes längliche oder sternförmige Zellen, welche man als Odontoblasten ansehen muß.

Im Unterkiefer wächst die Zahnleiste nicht allein in der Richtung nach hinten, sondern auch ein wenig lateralwärts. Infolgedessen erscheint auf Sagittalschnitten das äußere Ende der

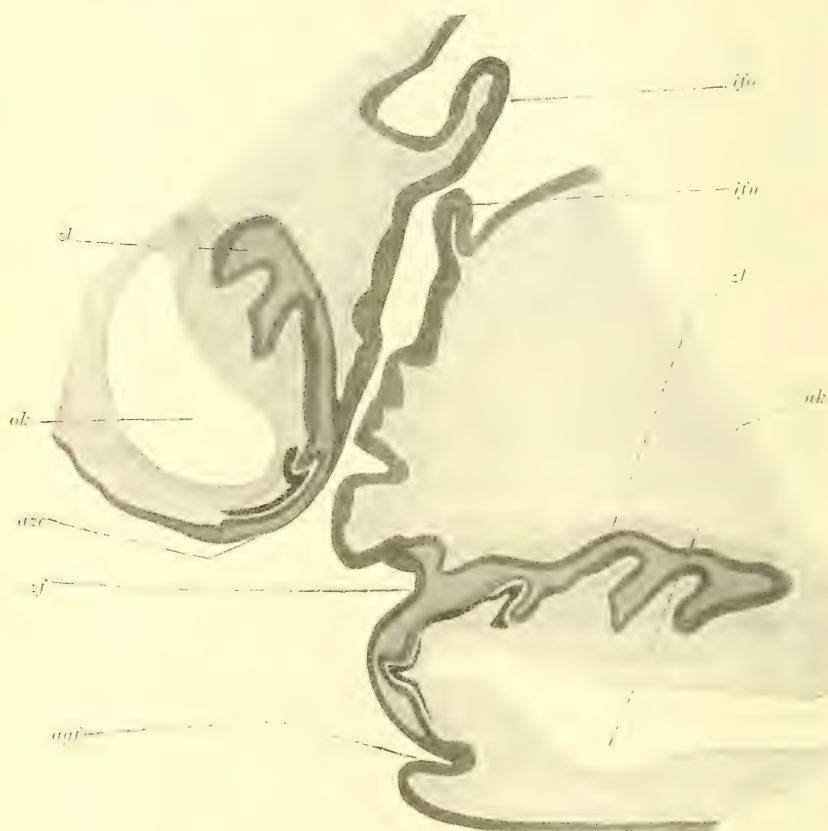


Fig. 7. Embryo von *Spinax niger*, 8 cm Länge. Sagittalschnitt durch Ober- und Unterkiefer nahe der Mitte. Uebersichtsbild der Lage der Zahnleiste in beiden Kiefern. Das Epithel ist durch dunklen Ton bezeichnet, das Mesenchym durch grauen Ton. Vergr. 55. *agf* äußere Grenzfurche, *aze* äußeres Zahnepithel, *ifo* innere Mundfalte am Oberkiefer, *ifu* innere Mundfalte am Unterkiefer, *ak* Oberkieferknorpel, *uk* Unterkieferknorpel, *zf* Zahnfurche, *zl* Zahnleiste.

Zahnleiste vom äußeren Epithel getrennt (Tafelfig. 4). Der Befund erinnert daher an die Verhältnisse bei höheren Wirbeltieren, bei welchen die Zahnleiste an ihren seitlichen Enden selbständig weiterwächst<sup>1)</sup>.

Was die äußere Grenzfurche betrifft, so ist dieselbe am Unterkiefer deutlich vorhanden, aber am Oberkiefer ist sie nur an den seitlichen Teilen des Mundes zu erkennen und am vorderen Mundrand abgeflacht und beinahe verschwunden.



Fig. 8. Embryo von *Spinax niger*, 8 cm Länge. Längsschnitt durch den Unterkiefer nahe der Mitte; Detailbild zu Fig. 7. Vergr. 100. *agf* äußere Grenzfurche, *uk* Unterkieferknorpel, *z* Zahn im äußeren Zahnepithel, *zf* Zahnfurche. — Der Hohlraum zwischen dem Dentin und dem Epithel ist künstlich entstanden.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir dann bei einem Embryo von 10 cm Länge. Ich will daher auf die Beschreibung der Zahnleiste und der Zahnanlagen nicht eingehen, da sie nichts Neues bieten. — Wohl aber habe ich von einem Embryo von 12 cm Länge ein halbschematisches Bild eines Sagittalschnittes gegeben (Textfig. 9). Ich möchte darauf aufmerksam machen, daß in diesem Stadium die Unterlippe und Oberlippe sehr wohl aus-

1) Vergl. die Schrift von ROESE, Ueber die Zahnentwicklung beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII.

gebildet sind<sup>1)</sup>. Die Falte, welche innen an der Lippe dieselbe von der Kiefergegend abtrennt, kann man die Lippenrinne nennen; dieselbe fällt mit der äußeren Grenzfurche (mit der Grenze des äußeren Zahnepithels) nicht genau zusammen. — Nach innen von der Zahnleiste sehen wir (oben und unten) die innere Mundfalte, von welcher schon früher die Rede war; hinter derselben befindet sich jetzt eine tiefe Furche, durch welche der Kiefer (mit den zum Mundrand gehörigen Organen) von dem übrigen Kopfe sich absetzt (Textfig. 9 *izg*); man kann diese Furche im Unterkiefer Zungenrinne nennen, da sie die Zunge vom Kiefer trennt (Zungenfurche nach JENTSCH), im Oberkiefer Gaumenrinne, da sie die vordere Grenze des Gaumens bildet (Textfig. 9 *gr*).

Hinter der Unterlippe sieht man in Textfig. 9 einen Hautzahn, welcher nach vorn gerichtet ist, während die weiter hinten

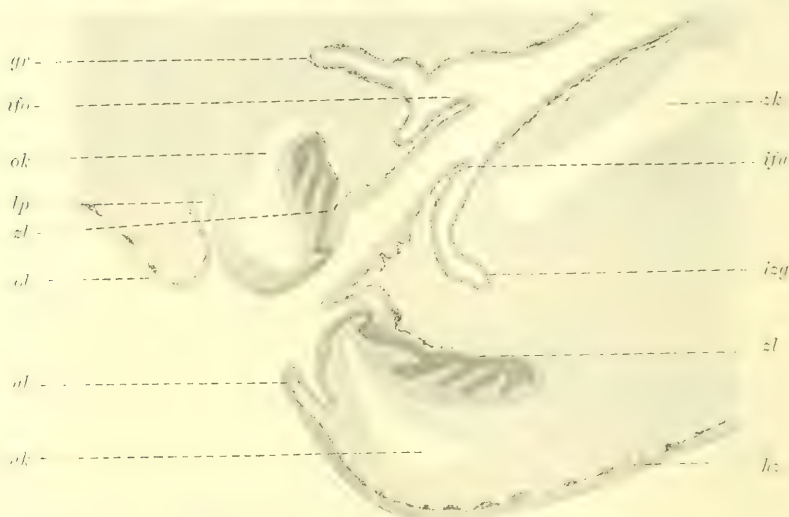


Fig. 9. Sagittalschnitt durch Unterkiefer und Oberkiefer bei einem Spinax-Embryo von 12 cm Länge, nahe der Mitte. *gr* Gaumenrinne, *ifo* innere Mundfalte im Oberkiefer, *ifu* innere Mundfalte im Unterkiefer, *izg* Zungenrinne, *hz* Hautzahn, *lp* Lippenrinne, *ok* Oberkiefer, *uk* Unterkiefer, *ol* Oberlippe, *ul* Unterlippe, *zl* Zahnleiste, *zk* Zungenknorpel. — Unter der Haut und unter dem Epithel der Mundhöhle sieht man die schwarzen Pigmentzellen.

1) Ich kann JENTSCH nicht zustimmen, wenn er das Vorkommen einer Unterlippe bei den Selachiern in Abrede stellt: „Eine Lippenrinne tritt am Unterkiefer der Selachier ebensowenig auf, wie eine eigentliche Unterlippe“ (JENTSCH, l. c., p. 10).



gelegenen Hautzähne nach hinten gerichtet sind; es zeigt sich bei Betrachtung eines etwas älteren Embryo, daß die Hautzähne an der Bauchseite im allgemeinen nach hinten gerichtet, aber hinter der Unterlippe in dem mittleren Teil des Kopfes nach vorn gerichtet sind, folglich eine Stellung haben, welche der Stellung der Kieferzähne entspricht.

Bei den Embryonen von 10 und 12 cm Länge kann man auch sehr gut das Auftreten des Dentins beobachten; man findet in der Zahnleiste die jungen und die älteren Stadien der Zahnbildung nebeneinander. In jungen Stadien ist der ganze Innenraum, welcher von der Cylinderzellenschicht des Epithels umschlossen wird, dicht mit Mesenchymzellen erfüllt, und die Kerne desselben reichen überall ganz nahe an das Epithel heran (Tafelfig. 5). Später bemerkt man an der Spitze des Zahnes einen kleinen hellen Raum (Tafelfig. 6 rechts), in welchem sich keine Mesenchymzellen mehr befinden und in welchem manchmal eine feine Längsstreifung zu sehen ist. Ich fasse diese helle Masse an der Spitze der Zahnanlage als das erste Dentin auf. Bei etwas älteren Zähnen findet man eine dünne Dentinschicht, welche sich dunkel färbt; sie ist an der Spitze des Zahnes am dicksten und reicht von hier über die ganze Papille herab, nach unten hin immer dünner werdend (Textfig. 8 z und Tafelfig. 3 z). Oben auf dem dunklen Dentin befindet sich gewöhnlich eine helle Spitze; dies ist die helle Masse, von welcher soeben die Rede war; vielleicht darf man dieselbe als Vitrodentin bezeichnen. Auch JENTSCH giebt an, daß bei *Mustelus*-Embryonen zuerst eine dünne Schicht von Vitrodentin und dann das Dentin gebildet wird.

Von dem Schmelz (Email) habe ich in diesen jungen Stadien noch nichts erkennen können. Man muß sich hüten, den hellen Zwischenraum, welcher als Kunstbildung oft zwischen dem Epithel und dem Dentin erscheint, für den Schmelz zu halten (Textfig. 8 und Tafelfig. 3). Die Frage, ob die Selachierzähne Schmelz besitzen, ist von den Autoren in verschiedener Weise beantwortet worden. OWEN leugnete den Schmelz bei Haifischen und bezeichnete die röhrenarme Außenschicht vieler Haifiszähne als Vitrodentin. O. HERTWIG faßte diese Schicht als Schmelz auf, ebenso manche spätere Autoren<sup>1)</sup>. JENTSCH be-

1) So spricht auch RITTER in seiner Arbeit über die Stacheln von *Trygon* und *Acanthias* von einer entsprechenden Schicht, welche er als Schmelz ansieht. (P. RITTER, Beiträge zur Kenntnis der Stacheln von *Trygon* und *Acanthias*. Diss. Rostock, 1900.)

zeichnete diese Schicht wieder als Vitrodentin; er betrachtet als Schmelz einen „festen, gegen Salzsäure reaktionslos, glänzenden Ueberzug, der sich ohne optisch nachweisbare Grenzlinie an das darunter liegende Vitrodentin anlegt“. Auch nach ROESE ist bei den Haifischzähnen nur ein sehr dünnes „Schmelzoberhäutchen“ vorhanden; ROESE fand dasselbe bei *Mustelus* und *Myliobatis* in bedeutend älteren Stadien, als sie mir vorlagen. Ich muß daher auf seine Publikation verweisen (*Anat. Anz.*, Bd. XIV, 1898)<sup>1)</sup>.

Ich will noch mit einigen Worten die Entwicklung der Hautzähne (Placoidschuppen) berühren, welche man an den Stadien von 10 und 12 cm Länge beobachten kann. Tafelfig. 7 zeigt die junge Anlage eines Hautzahnes (welcher an der Unterseite des Kopfes in der Nähe des Unterkiefers gelegen war). Man sieht die hügelartige Erhebung des Epithels und darunter eine Masse von Mesenchymzellen, welche die Papille bilden<sup>2)</sup>. Bemerkenswert ist, daß man an dieser jungen Anlage in der Cylinderzellenschicht des Epithels drei Wucherungsstellen beobachten kann, und zwar zwei an den Seiten jeweils an der Stelle, wo die Epithelleiste umbiegt, und die dritte an der Spitze. Man bemerkt bei Tafelfig. 7 an der Spitze des Cylinderepithels keilförmige Zellen zwischen den anderen eingelagert, welche sich vor kurzem geteilt haben. Die Entstehung der spitzen Form des Zahnes beruht vermutlich darauf, daß an dieser Stelle an der Spitze im Epithel häufige Zellteilungen stattfinden. — In der Bindegewebspapille liegen die Kerne sehr dicht und haben in der Tafelfig. 7 auch zwei Kernteilungsfiguren aufzuweisen, die eine in der Nähe der Spitze der Papille, die andere an der Seite. — In der Oberhaut sieht man große Schleimzellen, welche im Präparat hell erscheinen, und unter der Oberhaut liegen schwarze Pigmentzellen.

Bei einem älteren Stadium finden wir schon eine sehr aus-

1) Die von OWEN und neuerdings wieder von ROESE als Vitrodentin bezeichnete Schicht wird in einer kürzlich erschienenen Publikation von C. S. TOMES mit der Bezeichnung Schmelz belegt; allein da TOMES zugiebt, daß Züge von Zahnbeingrunds substanz durch diese Schicht hindurchgehen, und daß sich Hohlräume darin finden, welche mit den Dentinkanälchen anastomosieren, so wird man wohl besser dabei bleiben, dieselbe dem Dentin zuzurechnen.

2) Ein ähnliches Entwicklungsstadium eines Hautzahnes von einem *Acanthias* von 10 cm Länge ist von O. HERTWIG abgebildet worden (l. c., Taf. XII, Fig. 11).

geprägte Form des Hautzahnes (Tafelfig. 8). Es ist auch schon eine dünne Dentinschicht vorhanden. Wie unter der ganzen Haut zerstreute Pigmentzellen liegen, so finden wir auch Pigmentzellen in dem Hautzahn; das Pigment ist da in dünner Schicht unter dem Epithel ausgebreitet. Die dichte Masse der Mesenchymzellen, welche die Pulpahöhle erfüllt, tritt unten aus der epithelialen Scheide heraus, um die Basalplatte zu bilden (Tafelfig. 8).

## II. *Acanthias vulgaris* Risso.

Bei den *Acanthias*-Embryonen stimmt die Entwicklung der Zahnleiste und der Zahnanlagen sehr gut mit den Embryonen von *Spinax niger* überein. Auch bei den ersteren Embryonen entwickelt sich die Zahnleiste früher im Unterkiefer als im Oberkiefer, ebenso wie wir es bei den *Spinax*-Embryonen beobachtet haben. Die Beobachtungen an *Acanthias vulgaris* haben auch dadurch ein besonderes Interesse, da sich die Untersuchung von O. HERTWIG auf diese Species bezieht. HERTWIG hat Embryonen von 8, 10 und 17 cm Länge untersucht. Bei dem Embryo von 8 cm Länge sagt er in seiner Arbeit p. 378: „Zähnechen oder deren Anlagen sind in der Zahnleiste nicht wahrzunehmen.“ Er hat also bei diesem Stadium nur eine Zahnleiste gefunden, aber keine Zahnanlagen; erst bei einem Embryo von 10 cm Länge beschreibt er die Entwicklung der Zahnanlagen (l. c. p. 379). Ähnlich sagt JENTSCH in seiner Arbeit über die Entwicklung und Struktur der Selachierzähne: „Die Erhebung der Zahnanlagen tritt bei den Selachiern im allgemeinen sehr frühzeitig auf; während bei dem 8 cm großen *Acanthias* nur die kaum verdickte Epithelleiste zu sehen war, finden wir bei einem 10 cm bis 12 cm großen Embryo bereits eine Menge von Zahnanlagen, die in die Zellenmasse der Epithelleiste hineinragen, zunächst allerdings nur klein sind, zum Teil aber doch schon beginnen, eine feste Zahnschubstanz an ihrer Spitze auszuschleiden.“

In Bezug auf die Zeit des Auftretens der Zahnanlagen stimme ich mit den Angaben von O. HERTWIG und JENTSCH nicht überein, denn ich habe schon bei viel jüngeren Stadien die Zahnleiste und zahlreiche Zahnanlagen gefunden, welche ich weiter unten näher beschreiben werde. Meine Untersuchungen haben sich nur auf jüngere Stadien erstreckt, auf Embryonen von 4,5 cm und 5,5 cm Länge.



Bei einem Embryo von 4,5 cm Länge ist die Zahnleiste im Oberkiefer von Mundwinkel zu Mundwinkel wohl ausgebildet. Die äußere Grenzfurche ist bei diesem Stadium im Oberkiefer am Rande undeutlich, in der Mitte sehr deutlich. Dasselbe findet man bei den entsprechenden Embryonen von *Spinax niger* von 4,5 und 4,9 cm Länge. — Betrachten wir die Serie von Sagittalschnitten, so finden wir im Mundwinkel die Zahnleiste durch eine schwache Verdickung angedeutet, weiter medianwärts gehend trifft man dann eine Einfaltung, also die Bildung der Zahnleiste (Tafelfig. 9). Zugleich mit dieser erscheint auch an der Oberfläche des Epithels die Zahnfurche (Tafelfig. 9). Die Zahnleiste geht in der Mitte durch, ist aber in der Mitte nicht so tief eingedrungen wie in den Seitenteilen. An der Zahnleiste zeigen sich Zahnanlagen, welche meist (wie bei den *Spinax*-Embryonen) an der Stelle liegen, wo das Epithel in die Zahnleiste umbiegt, also an der Grenze des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste. Diese Zahnanlagen besitzen kegelförmige Papillen, während diejenigen Zahnanlagen, welche an der Zahnleiste selbst liegen, flacher sind, wie Tafelfig. 10 zeigt. Ich zählte im Oberkiefer 7 Zahnanlagen.

Betrachten wir nun den Unterkiefer desselben Stadiums. Die äußere Grenzfurche erscheint am Rande ziemlich deutlich, während sie in der Mitte fehlt. Die Zahnleiste geht am Kieferwinkel sofort weit in die Tiefe. Die Sagittalschnitte, welche im Oberkiefer zuerst nur eine Verdickung des Epithels erkennen lassen, zeigen im Unterkiefer die weit ins Mesoderm eindringende und wohl ausgebildete Zahnleiste. Zugleich mit ihr erscheint an der Oberfläche des Epithels sehr deutlich die Zahnfurche. Auf den weiter der Mitte zu gelegenen Schnitten zeigen sich Zahnanlagen, sowohl in der Mitte der Zahnleiste als auch an der Grenze des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste. Sie zeichnen sich durch relativ hohe Papillen aus (Tafelfig. 11 *zp*). Das seitliche Ende der Zahnleiste des Unterkiefers dringt nicht allein in die Tiefe, sondern auch lateralwärts vor, ebenso wie es schon bei *Spinax*-Embryonen beschrieben wurde (p. 560 u. 561). — Ich fand im Unterkiefer dieses Stadiums 14 Zahnanlagen, also eine bedeutend größere Anzahl als im Oberkiefer.

Der nächste Embryo, den ich eingehend untersucht habe, war ein *Acanthias* von 5,5 cm Länge, und zwar eine Querschnittserie. Bei diesem Stadium treten wohl dieselben Verhältnisse auf, jedoch finden wir die Zahnleiste in der Entwicklung noch bedeutend weiter vorgeschritten. Tafelfig. 12 zeigt einen Querschnitt des



Unterkiefers (links etwas vor dem Mundwinkel, rechts am Mundwinkel getroffen). Man sieht die Zahnleiste von beiden Seiten her tief eindringen, und ist auf jeder Seite eine Zahnpapille getroffen (Tafelfig. 12 *zp*).

Aus diesen beiden Stadien in Verbindung mit den entsprechenden Stadien von *Spinax* und den (weiter unten beschriebenen) *Mustelus*-Embryonen läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Zahnleiste und die ersten Zahnanlagen bei den Selachiern viel früher auftreten, als HERTWIG und JENTSCH angeben.

### III. *Mustelus laevis* Risso.

Nach der Beschreibung der einzelnen Stadien von *Spinax* und *Acanthias* will ich nun zu *Mustelus laevis* übergehen. Wir haben bei den *Spinax*- und *Acanthias*-Embryonen gesehen, daß die Zahnleiste im Unterkiefer sich rascher entwickelt als im Oberkiefer, um so bemerkenswerter ist, daß wir bei den *Mustelus*-Embryonen den umgekehrten Fall haben: nämlich bei diesen Embryonen ist die Zahnleiste im Oberkiefer sowohl bedeutend länger als auch besser ausgebildet als im Unterkiefer. Ich gehe nun zur Beschreibung der einzelnen Stadien über.

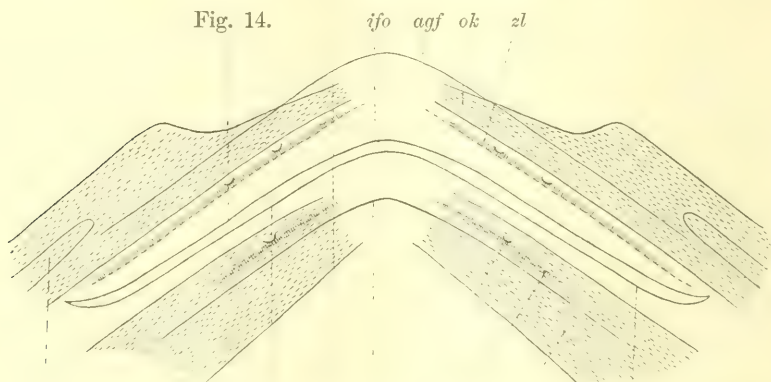
Von *Mustelus laevis* liegt mir zunächst eine Schnittserie von einem 4,7 cm langen Embryo vor. Man findet hier die Zahnleiste im Unter- und Oberkiefer, nur ist sie im letzteren bedeutend größer. Sie ist dem Aussehen nach ähnlich wie bei dem folgenden Stadium, aber es sind Zahnanlagen noch nicht deutlich zu erkennen.

Bei dem nächsten *Mustelus*-Embryo, welcher 5 cm lang war, treten die ersten deutlichen Zahnanlagen auf; es ist jederseits im Oberkiefer und Unterkiefer eine Zahnanlage mit deutlicher Papille vorhanden (Tafelfig. 14 und 16). Außerdem sind im Oberkiefer noch einige weniger deutliche Zahnanlagen erkennbar. Ich habe die Zahnleiste in die schematische Textfig. 10 eingetragen; man sieht, daß die Zahnleiste im Oberkiefer länger ist als im Unterkiefer. Die beiden seitlichen Hälften der Zahnleiste hängen in beiden Kiefern in der Mitte noch nicht miteinander zusammen. Die Zahnleiste im Oberkiefer bildet eine einspringende Falte (Tafelfig. 14); am äußeren Rande dieser Leiste erscheinen die Zahnpapillen und drängen gegen die Zahnleiste vor (Tafelfig. 14). Die Zahnleiste ist an ihren Enden nur durch eine Verdickung des Epithels repräsentiert (Tafelfig. 13).

Im Unterkiefer bildet die Zahnleiste eine flache Leiste (Tafelfig. 16); an ihren Enden ist sie nur durch eine schwache Verdickung des Epithels dargestellt (Tafelfig. 15).

An der schematischen Textfig. 10 ist auch angegeben, daß in diesem Stadium bereits oben und unten die inneren Mundfalten aufgetreten sind, wie man auch an den Sagittalschnitten sieht (Tafelfig. 13 und 15 *ifo* und *ifu*). Ferner ist im Oberkiefer die äußere Grenzfurche eingezeichnet, welche man auch an dem Sagittalschnitte (Tafelfig. 13) erkennt. Am Unterkiefer ist eine äußere Grenzfurche noch nicht wahrzunehmen. Die Zahnfurche ist im

Fig. 14.



Lkn

Fig. 16.

*ifu zp zl uk ukr*

Fig. 10. Schematische Darstellung (Grundriß) der Lage der Zahnfurche und Zahnleiste bei einem *Mustelus*-Embryo von 5 cm Länge. Die Zahnfurche ist durch eine punktierte Linie dargestellt, die Zahnleiste (*zl*) durch Querstrichelung. Die Kieferknorpel (*ok* und *uk*) sind durch kleine Längsstriche bezeichnet. *agf* äußere Grenzfurche des Oberkiefers, *Lkn* Labialknorpel, *ukr* Rand des Unterkiefers, *zp* Zahnpapille. Die Konturen der oberen und unteren inneren Mundfalte (*ifu* und *ifo*) sind auch eingezeichnet. Vgl. die Schnittbilder Tafelfig. 13—16, sowie die Schnittbilder des etwas älteren Stadiums Textfig. 11 und 12.

Oberkiefer und Unterkiefer nur als eine sehr seichte Einsenkung vorhanden (Tafelfig. 14). In dem Schema sind die Kieferknorpel nicht bis zur Mitte eingezeichnet, da in der Mitte noch kein Knorpel ausgebildet ist, sondern nur eine vorknorpelige Verbindung besteht d. h. eine dichte Masse von Mesenchymzellen die Anlage des Knorpels darstellt.

Der nächstfolgende Embryo hat eine Länge von 5,2 cm. Bei diesem Stadium hat sich die Zahnleiste in beiden Kiefern verlängert und besser ausgebildet. Dieses Stadium entspricht dem Entwicklungsgrade nach den *Spinax*-Embryonen von 4,5 cm und

4,9 cm und dem Acanthias-Embryo von 4,5 cm. Man sieht schon unmittelbar in der Nähe des Mundwinkels im Oberkiefer eine Verdickung des Epithels, die Zahnleiste. Dann nimmt dieselbe auf den medianwärts gelegenen Schnitten immer mehr zu, sie dringt ziemlich tief in das Mesoderm ein (Textfig. 11). Sehr deutlich

Fig. 11.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch den Oberkiefer und den Unterkiefer eines 5,2 cm langen Embryo von *Mustelus laevis*. Der Schnitt geht seitlich und trifft die äußersten (am meisten lateral gelegenen) Zahnanlagen. *agf* äußere Grenzfurche, *ifu* innere Mundfalte des Unterkiefers, *ifo* innere Mundfalte des Oberkiefers, *ok* Oberkiefer-, *uk* Unterkieferknorpel, *zl* Zahnleiste, *zf* Zahnfurche, *zp* Zahnpapille.

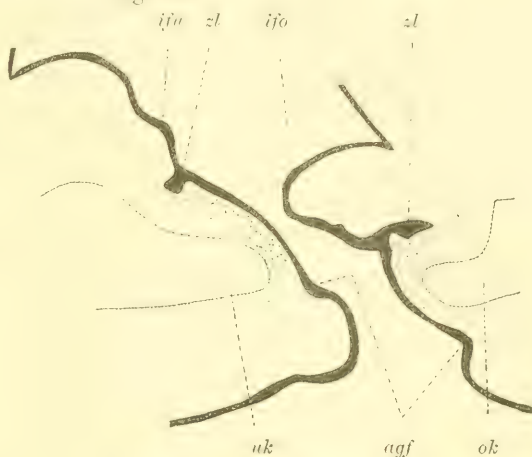
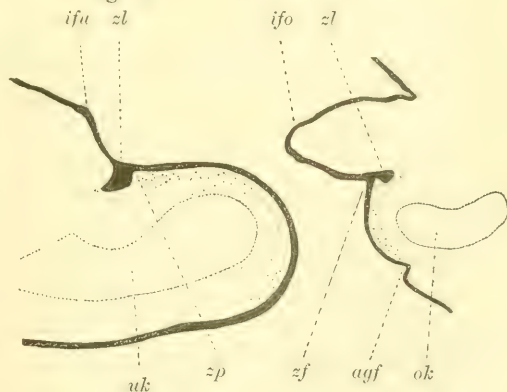


Fig. 12.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch den Oberkiefer und den Unterkiefer desselben Embryo wie Textfig. 11. Der Schnitt geht nahe an der Medianebene. Bezeichnungen wie bei Textfig. 11.



erscheint auch an der Oberfläche des Epithels im Oberkiefer die Zahnfurche; fast ebenso deutlich wie die Zahnfurche bemerken wir die äußere Grenzfurche. An der Zahnleiste finden wir von der Seite her nach der Mitte zu gehend zahlreiche Zahnanlagen, die als hohe Papillen auf manchen Schnitten sehr tief in die Zahnleiste eindringen, angefüllt mit zahlreichen Mesenchymzellen. Die Zahn-

anlagen liegen auch hier zum größten Teil (wie bei den anderen Stadien) an der Stelle, wo die Zahnleiste umbiegt, also an der Grenze des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste; an der Zahnleiste selbst treten die Zahnanlagen nur als flache Papillen auf. Auch bei den *Mustelus*-Embryonen sind also diejenigen Zähne, welche am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste liegen, am weitesten ausgebildet und entwickelt, während die an der Zahnleiste gelegenen Zähne in der Bildung noch weiter zurück sind, ebenso wie wir es bei den *Spinax*-Embryonen gefunden haben. Ich zählte im Oberkiefer 15 Zahnanlagen. Textfig. 12 zeigt eine nahe der Mitte des Kiefers gelegene Zahnanlage. In der Medianebene weist die Zahnleiste in diesem Stadium noch keine Zahnanlagen auf.

Bei diesem Stadium tritt auch im Unterkiefer die Zahnleiste schon in der Nähe des Kieferwinkels als schwache Epithelverdickung auf, und es zeigt sich darunter eine sehr deutliche Mesenchymverdichtung. Die Zahnleiste greift erst ganz allmählich in die Tiefe, während im Oberkiefer desselben Stadiums die Zahnleiste schon weit ins Mesoderm hineinwuchert. Auf der Textfig. 11 sehen wir die äußerste d. h. vom Rande her die erste Zahnanlage. Sie ragt hier schon mit ziemlich hoher Papille in die Zahnleiste hinein. Auf diesen Schnitten ist die Zahnfurche deutlich erkennbar, die äußere Grenzfurche nur schwach angedeutet. Dann nimmt die Zahnleiste auf den medianwärts gelegenen Schnitten immer mehr an Ausdehnung zu, nur die äußere Grenzfurche fängt an allmählich zu schwinden. In der Textfig. 12 sehen wir einen Schnitt, welcher eine näher der Mitte gelegene Zahnanlage getroffen hat. Die äußere Grenzfurche ist auf diesem Bilde vollständig geschwunden. In der Mitte ist die Zahnleiste ebenfalls vorhanden, aber beträchtlich schmaler. Wie bei allen andern Stadien, so liegen auch hier die Zahnanlagen vorwiegend am Uebergang des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste. Diejenigen Zähne, welche ich an der Zahnleiste selbst gefunden habe, sind auch hier nur durch flache Papillen erkennbar. — Im ganzen zählte ich bei dem Unterkiefer dieses Stadiums 15 Zahnanlagen.

Beiläufig will ich noch bemerken, daß ältere Stadien der Zahnentwicklung bei *Mustelus* schon von früheren Forschern beobachtet wurden; JENTSCH hat verschiedene Stufen der Zahnentwicklung bei einem 15 cm langen Embryo von *Mustelus* beschrieben, und bei ROESE (*Anat. Anz.*, Bd. XIV, p. 65) ist eine Darstellung der Zähne eines 38 cm langen *Mustelus* zu finden.



#### IV. Vergleichender Teil.

Um die Zahnentwicklung der Selachier mit derjenigen anderer Wirbeltiere zu vergleichen, wollen wir die Unterscheidung der drei Grundtypen der Zahnentwicklung zu Grunde legen, welche ROESE (1894) in seiner Arbeit über die Zahnentwicklung der Fische aufgestellt hat. ROESE unterscheidet folgende Stufen:

a) Wenn die Zahnanlage sich in der Epidermis selbst entwickelt, so nennt er diese Anlage das placoides Stadium der Zahnentwicklung oder das Stadium der Papille. Es ist dabei gleichgültig, ob die Spitze des Zahnes schon über die Oberfläche hervorragt oder nicht.

b) Wenn Teile der Epidermis in die Tiefe wachsen und hier ungestört die Zahnanlage ausbilden, so ist zu unterscheiden:

1) das Zapfenstadium, in welchem die ganze Kieferschleimhaut die Fähigkeit bewahrt, Zähne zu bilden, und für jede Zahnanlage ein gesonderter Epithelzapfen gebildet wird.

2) Das Zahnleistenstadium, bei welchem ein zusammenhängender Streifen des Epithels entlang des Kieferrandes als Zahnleiste in die Tiefe wächst und hier allein die Verrichtung der Zahnbildung übernimmt.

Von diesen drei Bildungsweisen der Fischzähne kommen bei den Selachiern der erste und dritte Modus vor. Wir haben gefunden, daß nach dem placoiden Typus nicht allein die Hautzähne entstehen, sondern auch diejenigen echten Zähne, welche sich außerhalb der Zahnleiste an dem äußeren Zahnepithel bilden. Bei den übrigen Zähnen haben wir gesehen, daß dieselben an der Zahnleiste entstehen, also dem Zahnleistentypus angehören.

Vergleichen wir nun die Zahnentwicklung bei den anderen Fischen sowie bei den Amphibien und Reptilien.

Bei den Teleostiern hat schon HEINCKE (1873) bemerkt, daß die Anlage eines Zahnes eingeleitet wird durch eine Wucherung eines Epithelzapfens der untersten Schicht des in der Nähe des alten Zahnes befindlichen Schleimhautepithels in das unterliegende Bindegewebe. Das untere Ende des Zapfens ist kolbenförmig verdickt, und in dieses drängt sich eine Papille des unterliegenden Bindegewebes so ein, daß sie von der eingestülpten Epithelzellenmasse umfaßt wird. ROESE (1894) hat bei den Teleostiern

gefunden, daß die Zahnanlagen der ersten Reihe sämtlich placoider Natur sind, d. h. sie entstehen im Bereiche der Kieferschleimhaut. Die Ersatzzähne dagegen bilden sich nicht mehr nach der placoiden Grundform aus. Sie entstehen wohl auch unmittelbar aus dem Kieferepithel, allein die Zahnanlagen liegen nicht mehr oberflächlich. Ein rundlicher Epithelzapfen ähnlich einer Haaranlage dringt in die Tiefe und umwächst erst dort die bindegewebige Papille. Es entstehen also die Anlagen der neuen Zähne nicht an einer Ersatzleiste, sondern einzeln an zapfenartig in die Tiefe wuchernden Verlängerungen der Epidermis zwischen den meist hechelartig angeordneten älteren Zähnen. Wir haben also hier den Entwicklungsvorgang nach Art des Zapfenstadiums, welches doch nur als eine Modifikation des reinen placoiden Stadiums aufzufassen ist. ROESE sagt ferner, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die Ersatzzähne der meisten Knochenfische nach dieser Grundregel angelegt werden. Bei den Salmoniden sinken die ersten Zahnanlagen bei weiterem Wachstum mehr und mehr ins Bindegewebe ein, und es entstehen somit Uebergangsformen zwischen dem placoiden und dem Zapfenstadium.

Bei den Ganoiden erfolgen nach ROESE's Angaben (1894) die ersten Anlagen der Kieferzähne in ganz ähnlicher Weise wie die Bildung der Placoidschuppen bei den Haifischen. Wir haben also hier mit rein placoiden Zahnanlagen zu thun. Schon vor der Bildung der Zahnanlagen ist das Epithel der Kieferschleimhaut etwas verdickt, und darunter haben sich bindegewebige Rundzellen angesammelt. An gewissen Stellen schreitet die Epithelwucherung rascher fort und gleichzeitig wird im Mittelpunkt die darunter entstehende Bindegewebspapille umwachsen. An der Spitze der Zahnpapillen trifft man selten Kernteilungsfiguren an, wohl aber im Grunde derselben und im darunterliegenden Bindegewebe.

Die Anlagen von Ersatzzähnen bei Ganoiden hat ROESE nicht beobachtet, jedoch glaubt er, daß sie sich ähnlich wie bei den Knochenfischen nach Art des Zapfenstadiums entwickeln.

Bei den Amphibien, besonders bei den Salamandrinen, zeigt uns O. HERTWIG (1874), daß die Epithelwucherung als eine kontinuierliche Lamelle sich hinerstreckt, und daß also die Zahnbildung nach dem dritten Typus (Zahnleistentypus) erfolgt. Da an dieser Lamelle junge Ersatzzähne entstehen, so bezeichnet er dieselbe als Ersatzleiste. An dieser liegen die Zahnanlagen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung. Die jüngsten befinden sich an der Kante der Epithelleiste. Die jüngsten Zahnanlagen

bestehen aus einem Knötchen von Zellen, einer kleinen Papille, welche an der Kante der Epithelleiste in diese hineingewuchert ist. In der Spitze der Papille liegen die Zellen dichtgedrängt aneinander.

Auch bei den Fröschen vollziehen sich nach O. HERTWIG die ersten Vorgänge bei der Anlage der Ersatzzähne genau in derselben Weise wie bei den Salamandrinen. Auch hier dringt hinter der in Funktion befindlichen Zahnreihe eine Epithelleiste, an deren Außenseite die Zahnanlagen entstehen, in das Schleimhautgewebe ein.

ROESE (1895) dagegen giebt an, daß die ersten embryonalen Zahnanlagen der Amphibien gerade wie die Placoidschuppen der Selachier frei über die Schleimhautoberfläche hervorragende Papillen darstellen. Die verhältnismäßig großen Zahnanlagen liegen vollständig in dieses dicke Epithel eingebettet und ragen sogar noch kuppelförmig über die Oberfläche in die Mundhöhle hinein. Der Zahnbeinkeim wird umgeben von einer Lage von Epithelzellen. Bei weiterem Wachstum vermehren sich die Epithelzellen und umwuchern als Epithelscheide den Zahnbeinkeim von allen Seiten. Bei den ersten Zahnanlagen haben wir es also mit dem placoiden Typus zu thun.

Bei der späteren Zahnentwicklung hat ROESE beobachtet, daß nach innen von der Zahnanlage eine kurze Zahnleiste oder Ersatzleiste aus dem Epithel hervorgewuchert ist, welche mit der Zahnanlage zusammenhängt. Diese Zahnleiste läuft bei *Amphiuma* in nahezu gleicher Höhe, je hinter der Zahnreihe des Unterkiefers, Oberkiefers und des Gaumenbogens entlang. Die hintersten jüngsten Zahnanlagen werden teils von der Zahnleiste, teils unmittelbar vom Kieferepithel umgrenzt und stellen Mittelstufen dar zwischen der Anlage eines placoiden und derjenigen eines Zahnleistenzahnes.

Bei erwachsenen Tieren liegen gewöhnlich hinter der thätigen Zahnreihe mehrere Reihen von Ersatzzähnen in verschiedenen Entwicklungsstufen. Sie alle werden von der epithelialen Ersatzleiste oder Zahnleiste gebildet. — Die Ersatzzähne der sphenoidalen Zahnplatten entwickeln sich an einer ausgeprägten Zahnleiste, welche nach vorn, hinten und außen die Zahnplatten umgiebt. Bei den noch später entwickelten Zähnen ist immer das Zahnleistenstadium das vorwiegende.

Unter den Reptilien hebe ich zunächst den fossilen *Iguanodon* hervor, weil seine Bezahnung im Unterkiefer eine

große Ähnlichkeit mit der Selachierbezahnung hat (Textfig. 13). Der Unterkiefer trägt an seiner Innenseite zahlreiche Zähne in mehreren Reihen; die vordersten traten in Funktion, die anderen dienten zum Ersatz<sup>1)</sup>.

Ferner erwähne ich die Krokodile, weil bei ihnen die Zahnentwicklung ebenso wie bei den Selachiern sowohl nach dem placoiden Typus als auch nach dem Zahnleistentypus erfolgt. Die ersten Anlagen zeigen sich nach ROESE (1892) in Form von frei über die Oberfläche der Mundschleimhaut hervorragenden Papillen. Zwischen je zwei benachbarten Papillen ist das Mundhöhlenepithel leistenartig verdickt. Die erste Zahnreihe wird schon während des Eilebens resorbiert. An der Innenseite

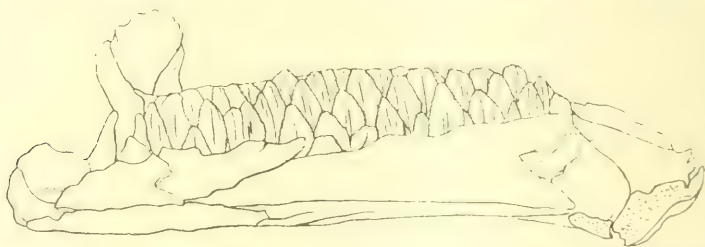


Fig. 13. Linker Unterkiefer von Iguanodon, von der Innenseite gesehen (nach DUPONT). Wirkliche Länge 80 cm.

der primären Zahnreihe entsteht die subepitheliale Zahnleiste, die HERTWIG'sche Ersatzleiste. Das Epithel derselben bildet eine Reihe von Zahnpapillen. Aus jeder Papille geht ein Zahnsäckchen hervor mit äußerem Epithel, innerem Epithel und Schmelzpulpa. Die Zahnleiste bleibt zeitlebens bei den Krokodilen funktionsfähig. Die neuen Zähne wachsen von der Seite in die Pulpa des Vorgängers hinein und bringen denselben zum Absterben, wobei der Zahn durch Granulationen teilweise resorbiert und zum Ausfallen gebracht wird.

Die Zähne der zweiten Dentition (also die zweite Reihe der an der Zahnleiste entstehenden Zähne) sind größer und bilden im Gegensatz zu den Zähnen der ersten Dentition eine Wurzel, welche in einer Alveole steckt.

Bei den Krokodilen haben wir also sowohl die placoiden Bildungsweise als auch die Bildung an der Zahnleiste.

1) Die obenstehende Abbildung ist entnommen aus: Guide dans les collections du Musée d'histoire naturelle de Belgique, Bruxelles 1897.



während bei den andern Reptilien, wie Schlangen, Eidechsen und Blindschleichen, die Entwicklung der Zahnanlagen nur an der Zahnleiste vor sich geht.

### **Zusammenfassung der Resultate.**

Wenn ich nun meine Ergebnisse noch einmal kurz zusammenfasse, so will ich hauptsächlich die Punkte hervorheben, welche in meiner Arbeit neu erscheinen:

1) Die Zahnleiste tritt bei *Spinax*, *Acanthias* und *Mustelus* schon bei Embryonen von 3—4 cm Länge auf. Man kann sehr gut verfolgen, wie die Zahnleiste durch eine schwache Verdickung des Epithels mit darunter befindlicher Mesenchymverdichtung angelegt wird. Die ersten Zahnanlagen erscheinen bei Embryonen von 4—4,5 cm Länge, also beträchtlich früher, als die Autoren angaben.

2) Die Zahnleiste tritt bei den *Spinax*- und *Acanthias*-Embryonen früher im Unterkiefer auf als im Oberkiefer, während bei den *Mustelus*-Embryonen die Zahnleiste früher im Oberkiefer als im Unterkiefer erscheint.

3) Die Zähne entstehen nicht nur an der Zahnleiste, sondern das äußere Zahnepithel dient auch zur Bildung von Zähnen, was die früheren Autoren nicht genügend beachtet haben. Die Zähne in dem äußeren Zahnepithel bilden sich nach dem placoiden Typus wie die Hautzähne. An der Grenze des äußeren Zahnepithels ist eine Rinne vorhanden (die äußere Grenzfurche), welche nicht mit der Lippenfurche verwechselt werden darf.

4) Die ersten Zahnanlagen liegen am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste; diese Zähne werden früher ausgebildet als die am äußeren Zahnepithel und die an der Zahnleiste gelegenen Zähne.

5) Die zuerst abgelagerte Hartsubstanz ist das Dentin; von einer Schmelzabscheidung ist in frühen Stadien noch nichts zu bemerken.

6) Schon früh zeigt sich innen von der Zahnleiste oben und unten eine einspringende Falte der Mundschleimhaut, die innere Mundfalte; sie bildet später den inneren Rand der Mundhöhle.

---

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Ich spreche Herrn Professor HAECKEL für die Ueberlassung des Materials und Herrn Professor H. E. ZIEGLER für seine freundliche Anleitung und Unterstützung bei dieser Arbeit meinen verbindlichsten Dank aus.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) BENDA, C., Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882.
- 2) CARLSSON, A., Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. VIII, 1894.
- 3) HEINCKE, Ueber die Zähne der niederen Wirbeltiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXIII, 1873.
- 4) HERTWIG, O., Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1874.
- 5) — Das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, Suppl., 1874.
- 6) JAEKEL, Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk Lothringens. Abh. z. geol. Specialkarte von Els.-Loth., Bd. III, 1889.
- 7) — Die eocänen Selachier von Monte Bolia, 1894.
- 8) JENTSCH, B., Beitrag zur Entwicklung und Struktur der Selachierzähne. Inaug.-Diss. Leipzig, 1897.
- 9) LAASER, P., Die Entwicklung der Zahnleiste bei den Selachiern. Vorl. Mitt. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, p. 479—489.
- 10) LEYDIG, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklung der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
- 11) OWEN, R., Odontographie, London 1840—1845.
- 12) ROESE, C., Ueber die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anz., Bd. IX, 1894.
- 13) — Beiträge zur Zahnentwicklung der Schwanzmolche. Morph. Arbeiten, hrsg. v. SCHWALBE, Bd. IV, 1895.
- 14) — Ueber die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatsschrift f. Zahnheilk., Jahrg. X, Heft, 4, 1892.
- 15) — Ueber die Zahnentwicklung von Chlamydoselachus anguineus GARM. Morph. Arbeiten, Bd. IV, 1895.
- 16) — Ueber die Zahnentwicklung von Chamaeleon. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893, No. 17.
- 17) ROESE, C., Ueber die Zahnentwicklung der Krokodile. Sitz-Ber. der Anat. Gesellschaft Wien, 1892.
- 18) — Ueber die Entwicklung der Zähne der Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.
- 19) — Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XIV, 1897.
- 20) — Ueber die Zahnentwicklung der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). Anat. Anz., Bd. IX, Jena 1894.
- 21) SCHWALBE, G., Ueber Theorien der Dentition. Sitz-Ber. der Anat. Gesellschaft, Straßburg 1894.
- 22) TOMES, Struktur und Entwicklung des Schmelzes bei den Elasmobranchiern. Philos. Transact. B 1898 (Korresp.-Bl. f. Zahnärzte, Heft 1, 1899).
- 23) TREUENFELS, Die Zähne von *Myliobatis aquila*. Inaug.-Diss. Basel, 1896.

## Erklärung der Figuren.

### Abkürzungen.

<i>agf</i> äußere Grenzfurche.	<i>lp</i> Lippenrinne.
<i>aze</i> äußeres Zahnepithel.	<i>n</i> Nase.
<i>dg</i> Dottergang.	<i>ok</i> Oberkieferknorpel.
<i>dms</i> verdichtetes Mesenchym an der Zahnleiste.	<i>ol</i> Oberlippe.
<i>dt</i> Dentin.	<i>pg</i> Pigmentzellen.
<i>epl</i> Mundepithel innen an der Zahnleiste.	<i>s</i> Sinnesorgan.
<i>ext</i> vordere Extremität.	<i>sl</i> Schleimzelle.
<i>g</i> Blutgefäß.	<i>u</i> Spitze des Unterkiefers.
<i>gr</i> Gaumenrinne.	<i>uk</i> Unterkieferknorpel.
<i>hz</i> Hautzahn.	<i>ukr</i> Rand des Unterkiefers.
<i>ifo</i> innere Mundfalte am Ober- kiefer.	<i>ul</i> Unterlippe.
<i>ifu</i> innere Mundfalte am Unter- kiefer.	<i>ve</i> verdicktes Epithel, welches die Zahnleiste bilden wird.
<i>izg</i> Zungenrinne.	<i>z</i> Zahnanlage.
<i>kf</i> Kiemenfäden.	<i>zf</i> Zahnfurche.
<i>Lkn</i> Labialknorpel.	<i>zk</i> Zungenknorpel.
	<i>zl</i> Zahnleiste.
	<i>zp</i> Zahnpapille.

### Tafel XXVIII.

Fig. 1. Aus einer Querschnittserie eines 3,8 cm langen Embryo von *Spinax niger*. Das Bild zeigt den seitlichen Rand der Mundhöhle unter der Anlage des Oberkieferknorpels (Palatoquadratus). Man beachte das verdickte Epithel und die darüberliegende Mesenchymmasse. Vergr. 153.

Fig. 2. *Spinax*-Embryo von 4,4 cm Länge, von unten.

Fig. 3. *Spinax*-Embryo von 8 cm. Längsschnitt durch die Zahnleiste des Oberkiefers. Detailbild zu Fig. 7 (p. 560). Vergr. 100.

Fig. 4. Teil eines Sagittalschnittes von einem *Spinax*-Embryo von 8 cm Länge. Seitliches Ende der Zahnleiste des Unterkiefers. Dasselbe steht mit dem Epithel nicht in Verbindung.

Fig. 5. Junge Zahnanlage auf der Zahnleiste des Unterkiefers eines *Spinax*-Embryo von 12 cm Länge. — Detailbild der Spitze einer Zahnanlage. Vergr. 266.

Fig. 6. Zwei Zahnanlagen im Unterkiefer eines *Spinax*-Embryo von 10 cm Länge. — Detailbild der Spitze. Vergr. 266.

Fig. 7. Bild eines jungen Hautzahns eines Spinax-Embryo von 12 cm Länge. Vergr. 240.

Fig. 8. Hautzahn eines Spinax-Embryo von 10 cm Länge. Vergr. 240.

Fig. 9 u. 10. Zahnleiste des Oberkiefers eines Acanthias-Embryo von 4,5 cm Länge. Fig. 9 aus einem Sagittalschnitt nahe der Mitte, Fig. 10 aus einem mehr lateralwärts gelegenen Schnitte, wobei eine Zahnpapille getroffen ist. Vergr. 153.

Fig. 11. Zahnleiste im Unterkiefer desselben Embryo. Aus demselben Sagittalschnitt wie Fig. 9. — Es ist eine Zahnpapille getroffen. Vergr. 153.

Fig. 12. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Acanthias-Embryo von 5,5 cm Länge. — Auf jeder Seite ist an der Zahnleiste eine Zahnanlage getroffen.

Fig. 13—16. Aus Sagittalschnitten eines Mustelus-Embryo von 5 cm Länge. Die Lage der Schnitte ist aus dem Schema Textfig. 10 ersichtlich. Fig. 13 aus dem Anfang der Zahnleiste des Oberkiefers, Fig. 14 durch die erste Zahnanlage des Oberkiefers, Fig. 15 aus dem Anfang der Zahnleiste des Unterkiefers und Fig. 16 durch die erste Zahnanlage des Unterkiefers.

Fig. 17. *Mustelus laevis*, ein Embryo, 5,2 cm lang, von unten gesehen.



# Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Darmrohres und des Urogenitalsystemes von Hyrax.

Von

Dr. F. Lonsky.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Hierzu Tafel XXIX.

---

Im folgenden beabsichtige ich, die Resultate von Untersuchungen zu veröffentlichen, welche ich am Darmrohr und am Urogenitalsystem von erwachsenen Klippschliefern wie deren Embryonen angestellt habe. Zunächst soll das Darmrohr behandelt werden.

## I. Darmrohr.

### A. Historisches.

Ueber das Darmrohr des Hyrax haben PALLAS, CUVIER, MECKEL, OWEN und BRANDT Mitteilungen gemacht, doch nur GEORGE hat dieses Thema eingehender bearbeitet. In Bezug auf genauere Literaturangaben verweise ich auf meine Dissertation über das Darmrohr und das Urogenitalsystem des erwachsenen Hyrax<sup>1)</sup>, deren wichtigste Resultate ich in kurzer Zusammenfassung voranstellen werde. Der Befund am erwachsenen Tiere, von dem mir 2 Exemplare zur Verfügung standen, ergab mir folgendes. Der Oesophagus (Fig. 2) schmiegt sich unter Bildung eines nach rechts gelagerten Bogens der ventralwärts liegenden Magenwand an und steigt zunächst nach dem Sternum zu auf, ehe er sich der Wirbel-

---

1) LONSKY, zur Anatomie des Darmrohres und des Urogenitalsystemes von Hyrax. Diss. inaug. Breslau, 1902.

säule nähert. In seinem Inneren finden sich etwa 10 ca. 0,1 cm hohe Längsfalten, von denen einige sich bis in den Magen verfolgen lassen. Eine Cardialklappe fand ich nicht, nur ist die Mündung des Oesophagus in den Magen sehr eng. Der Magen (Fig. 2) hat die Form eines U, dessen Schenkel einander stark genähert und aus ihrer Ebene herausgebogen sind. Außerlich und innerlich läßt sich am Magen ein Cardialteil und ein Pylorialteil unterscheiden. Am Cardialteil sind quer zu seiner Längsrichtung verlaufende Einschnürungen vorhanden, deren erste, an der Curvatura minor besonders tief, äußerlich die Scheidungsgrenze der zwei Magenabteilungen bildet. Der Pylorusteil ist äußerlich glatt und zeigt am pylorialen Ende eine stumpf zugespitzte, blindsackartige Verlängerung, die durch eine sanfte Einbuchtung gegen die Umgebung abgesetzt ist. Innerlich sind die beiden Magenabteilungen durch 2 Falten getrennt. Die erste Falte erhebt sich dort, wo außen die tiefe Einschnürung an der Curvatura minor sichtbar ist, etwa 0,9 cm hoch und ist nach dem Pylorusteil hinübergebogen, so daß dort eine Nische entsteht; ihre Ränder verstreichen allmählich auf den Seitenwänden des Magens. Die 2. Falte setzt an diesen abfallenden Rändern an, bildet einen rechten Winkel mit ihnen und entspricht innen der 1. Einschnürung an der Curvatura major. Der Cardialteil zeigt auf der Magenwand, die an der Curvatura maior liegt, bis 1,5 cm hohe, mäandrisch gewundene Längswülste. An der Curvatura minor sind gerade verlaufende Längswülste von geringer Höhe sichtbar, von denen 2 etwas über die übrigen hervorragen und eine Rinne einschließen, die von der Cardia nach der 1. Falte zieht. Die an der Curvatura maior liegenden Wülste sind besonders in dem links von der Cardia liegenden Abschnitt des Cardialteiles hoch und engen dort das Magenlumen stark ein. Alle Wülste sind mit warzigen Erhabenheiten bedeckt. Die Oberfläche des Pylorusteiles ist mit einem zottigen Epithel überzogen, unter dem papillenartige Erhebungen sitzen. Eine Pylorusklappe fehlt. Der Mitteldarm war so prall mit Tänien erfüllt, daß die Darmschleimhaut durch ihren Druck stark verletzt worden war. Der Mitteldarm ist 106 cm lang. Eine ileo-cöcale Klappe fand ich nicht. Das darauffolgende, etwa birnenförmige Coecum (Fig. 1) hat eine über doppelt so große Kapazität als der Magen. Es ist in 3 Etagen eingeteilt. In der obersten Etage, der kleinsten, liegt die Mündung des Colons, in der mittleren die des Mitteldarmes, die unterste Etage, die größte, bildet den Fundus des Coecums. Dicht hinter dem Coecum zeigt das Colon einen Recessus (Fig. 1) und 11 cm vom Coecum aus einen 1,2 cm langen, blinddarmartigen, konischen Anhang, den ich wie den Recessus nirgends erwähnt finde. 53,5 cm vom Coecum aus finden sich 2 konische Anhänge (Fig. 1), deren Spitzen nach dem vorderen Abschnitt des Colons weisen. Jeder ist etwa 7 cm lang und zeigt keinen Wurmfortsatz. Die Gesamtlänge des Hinterdarms beträgt 117 cm. Bezüglich der Faltenbildung im Hinterdarm verweise ich auf die Dissertation.

## B. Beschreibender Teil.

Nach dieser kurzen Beschreibung der bis jetzt bekannten Befunde beim erwachsenen Tier gehe ich dazu über, die Verhältnisse bei Embryonen klarzulegen.

Der einzige, der das Darmrohr von Embryonen untersuchte und beschrieb, ist KAULLA (1830). Ihm standen 2 reife Embryonen von *Hyrax capensis* zur Verfügung. Er macht folgende Angaben. Zwischen Cardia- und Pylorusportion ist eine Einschnürung vorhanden. Der Pylorus ist hoch erhoben. Die Einschnürung ist auch innen deutlich erkennbar.  $\frac{2}{3}$  des Magens sind mit einer runzeligen Epidermis versehen. Die Pylorusportion dagegen ist mit einer weichen Schleimhaut bedeckt. Sie weist Zotten auf. Wo die harte Epidermis des linken Teiles an den rechten stößt, ist sie durch einen vorspringenden Rand begrenzt. Die Mitteldarmmündung ist durch eine Ringklappe gekennzeichnet. Die Dünndarmoberfläche ist mit langen, fadenförmigen Zotten besetzt. Das Coecum hängt frei in der Leibeshöhle. Die 2 konischen Anhänge sind vorhanden. Sie weisen nach dem Becken zu (apice pelvem spectant). Eine Klappe vor jedem Anhang fehlt. Der Dickdarm geht ohne Grenze ins Rectum über. Die Länge des Dünndarmes beträgt ungefähr 25 Zoll (67,5 cm), die des Dickdarmes 13 Zoll (18,048 cm), die Länge jedes konischen Anhangs 8 Linien (1,8 cm).

Meine Untersuchungen erstrecken sich zunächst auf einen weiblichen Embryo von *Dendrohyrax*, dessen Schnauzensteißlänge 15,4 cm ist (Fig. 3). Der Magen dieses Embryos ist außerordentlich voluminös. Er erstreckt sich von der linken bis zur rechten Körperwand. Seine Form ist die eines J, das ein wenig schrag von rechts nach links zur Längsrichtung des Körpers liegt. Der Scheitel des J liegt ungefähr in der Medianebene. Dem längeren Teil des J entspricht der Cardialteil des Magens. Der Beginn der pylorialischen Abteilung ist äußerlich durch eine Einschnürung in der *Curvatura major* gekennzeichnet. Die pylorialisches Abteilung ist so stark nach der cardialen hinüber gebogen, daß sich die Wände der beiden Abteilungen an der *Curv. minor* fast berühren.

Der Oesophagus inseriert links von der Medianlinie unterhalb des Endes des Cardiateiles und zieht schräg nach rechts zur Medianebene hinüber. Im Bereiche der Darmschlingen, in der Nähe der rechten Körperwandung liegt einer der konischen Anhänge, der mit der Spitze nach links-hinten weist. Das Coecum ist als ovaler Sack in der Medianebene am Situs ohne weiteres

sichtbar. Der Fundus des Coecums kommt nach vorn zu liegen. Die Mitteldarmschlingen nehmen vornehmlich den linken Teil der Bauchhöhle unterhalb des Magens ein. Die rechte Hälfte ist vom Hinterdarm ausgefüllt, auf dem keine Mitteldarmschlingen liegen. Der Hinterdarm zieht vom Coecum aus nach links-hinten ungefähr bis zum Fundus des Coecums und nimmt dort einen blinddarmartigen Anhang auf, der später behandelt werden soll. Dann wendet sich das Colon nach der rechten Körperhälfte und bildet 3 Schlingen: eine nach rechts und 2 nach links zu gelegen. Wenn man die Abschnitte des Darmrohres einzeln betrachtet, so zeigen sie folgende Beschaffenheit. Der Oesophagus weist wie beim erwachsenen Tier starke Längsfalten auf. Eine cardiale Klappe ist nicht vorhanden. Die Länge der *Curvatura major* des Magens beträgt 7,5 cm, die der *curvatura minor* 0,6 cm. Der größte Umfang des cardialen Teiles ist 3,3 cm, der des pylorischen 3,2 cm. Der Umfang an der Einschnürung mißt 2,8 cm. Sie ist 3,7 cm von der Insertion des Oesophagus an der *curvatura maior* gemessen entfernt. Außer der erwähnten Einschnürung zwischen Pylorus- und Cardiateil ist keine weitere zu bemerken. Der Magen zeigt innerlich dieselbe Art der Scheidung in die beiden Magenabteilungen, wie sie beim erwachsenen Tier beschrieben wurde. Dort, wo äußerlich eine Einschnürung sichtbar ist, liegt innen eine trennende Falte. Die Anordnung der Falten, die die 2 Magenabteilungen trennen, ist beim Embryo dieselbe wie beim erwachsenen Tier. Im cardialen Teil lassen sich Längsfalten erkennen, der pylorische Teil dagegen zeigt eine sammetartige Oberfläche. Sie ist mit sehr kleinen, wärzchenartigen Erhebungen dicht besetzt. Von den beim erwachsenen Tier beschriebenen mächtigen Querwällen in der cardialen Abteilung ist bei diesem Embryo nichts wahrzunehmen. Vielleicht fehlen bei *Dendrohyrax* diese Querwälle überhaupt. Zu erwähnen ist noch, daß die innere Oberfläche an der *Curvatura minor* mit scharfer Umbiegung in den cardialen Blindsack abfällt, sodaß eine Kante entsteht, die innerlich die Grenze des Blindsackes darstellt. Ferner sind im Blindsack die Falten weniger deutlich ausgeprägt. Betrachten wir nunmehr den Mitteldarm. Er mißt 32 cm. Sein Durchmesser beträgt durchschnittlich 0,2 cm. Die innere Oberfläche des Mitteldarmes ist mit Zöttchen in unregelmäßiger Anordnung besetzt. „Taschen“, wie sie OWEN beim erwachsenen Tier beschreibt, habe ich nicht beim Embryo gefunden. Auf das embryonale Coecum trifft die Beschreibung des Coecums des erwachsenen Tieres im großen und



ganzen zu. Seine größte Länge ist 2 cm, sein größter Umfang 2,2 cm. Der Fundus ist beim Embryo nach dem Ansatz des Mitteldarmes zu abgebogen. Der Teil, an dem das Colon ansetzt, ist wie beim erwachsenen Tier deutlich gegen den übrigen Teil durch eine Einschnürung abgesetzt. Von Einschnürungen am Fundus des Coecums ist beim Embryo nichts zu sehen. Doch sind die 2 Muskelstreifen sichtbar, die von der Insertion des Colons aus zunächst als ein, dann als 2 Streifen in der Cöcalwand nach dem Fundus hin verlaufen. Die Insertionsstelle des Colons am Coecum ist äußerlich nur durch einen Muskelstreifen gekennzeichnet, der quer zu seiner Wandung verläuft. Ähnliche Verhältnisse fanden wir beim erwachsenen Tier insofern, als der Colonansatz ebenfalls vom Coecum durch Muskelstreifen getrennt war. Bei Eröffnung des Coecums finden wir die Scheidewand zwischen der obersten und mittleren Kammer wieder. Dem Muskelstreifen, der äußerlich die Insertionsgrenze des Colons bezeichnet, entspricht innen eine geringe wulstartige Erhebung. Von der Scheidewand zwischen der mittleren und unteren Kammer des Coecums ist bei diesem Embryo nur eine schwache Andeutung vorhanden. In der Wand des Coecums verlaufen einige Längsfalten, die, wie die ganze Oberfläche des Coecums überhaupt, mit Zöttchen besetzt sind. Beim Colon des erwachsenen Tieres wurde ein 11 cm vom Coecum entfernt liegender konischer Darmanhang erwähnt. Beim Embryo findet sich ebenfalls ein blinddarmartiger Anhang, der aber nicht konisch geformt, sondern am Ende abgerundet ist. Dieser Anhang liegt 1,8 cm vom Coecum entfernt und ist 0,4 cm lang. Sein Durchmesser ist 0,3 cm. Denselben Durchmesser zeigt das Colon hinter dem Anhang, während es vor dem Anhang nur  $1\frac{1}{2}$  mm an Durchmesser aufweist. Die auf den Anhang folgende Colonstrecke ist die geradlinige Verlängerung des Anhangs. Im Inneren des Anhangs ist die Struktur genau die des ihm folgenden Conlonteils: Es sind ausgesprochene Längsfalten mit Zotten dazwischen angelegt, während bis zum Anhang das Colon nur mit Zotten besetzt ist. Eine Klappe ist nicht vorhanden; nur ist das Colon dicht vor dem Anhang sehr verengt. Die 2 konischen Anhänge liegen 4,3 cm vom Coecum entfernt und zeigen äußerlich ganz die Lagerung und Form wie beim erwachsenen Tier. Die Länge eines jeden Anhangs ist ca 0,7 cm. Die Anhänge sind hohl bis in ihre Spitze und zeigen keine Falten. Von den 2 konischen Anhängen ab mißt der Hinterdarm bis zu seinem Eintritt ins Becken 6,3 cm. Die ganze Länge des Hinter-

darmes beträgt 10,6 cm. Die Ungleichheit im Umfange des Hinterdarmes an verschiedenen Stellen beim erwachsenen Tiere findet sich auch entsprechend beim Embryo. Dagegen weicht von ihm das Gleichbleiben des Durchmessers beim Rectum ab. Das Colon zeigt von dem blinddarmartigen Anhang ab, bis ca. 2 cm hinter den 2 konischen Anhängen Längsfalten, von da ab bis ans Ende sind Querfalten angelegt. Die innere Oberfläche des ganzen Darmes ist bei den 2 folgenden Embryonen genau entsprechend. Vergleichen wir nun die Maßverhältnisse des ganzen Darmes beim erwachsenen Tier mit denen des Embryos. Beim erwachsenen Tier ist die Länge der Curvatura major 26 cm, die des Mitteldarmes 106 cm, die des Hinterdarmes 117 cm. Beim Embryo ist die Länge der Curvatura major 7,5 cm, die Länge des Mitteldarmes 32 cm, die des Hinterdarmes 10,6 cm. Wir sehen also beim Embryo ganz andere Größenverhältnisse als beim erwachsenen Tier. So ist der Magen des Embryos außerordentlich voluminös im Verhältnis zum Darm. Zwischen Mittel- und Hinterdarm sind die Verhältnisse beim Embryo geradezu umgekehrte. Hier ist der Hinterdarm nur  $\frac{1}{3}$  so lang als der Mitteldarm, während beim erwachsenen Tier der Hinterdarm den Mitteldarm bedeutend an Länge übertrifft.

---

Ich untersuchte weiterhin einen männlichen Embryo von *Hyrax syriacus*, dessen Schnauzensteißlänge 10,7 cm betrug. Ich fand folgendes im Situs.

Der linke große Leberlappen bedeckt den Magen größtenteils. Links stößt der Magen an die Körperwandung. Hebt man den rechten großen Leberlappen ein wenig, so wird ersichtlich, daß der Magen über die Medianlinie hinaus in die rechte Körperhälfte reicht. Er hat im allgemeinen wie beim erwachsenen Tier die Form eines verbogenen U. Im äußeren Rande des linken Schenkels ist eine sanfte Einbuchtung sichtbar. Der rechte Schenkel stellt den pylorialischen Teil des Magens dar. Dem linken Schenkel entspricht ein Teil des Pyloriateils und der Cardiateil.

Der Pylorus kommt ein wenig rechts von der Cardia und über sie liegen. Das Duodenum zieht als der am meisten rechts gelegene Darmteil nach hinten und verschwindet unter anderen Darmschlingen. Das Coecum wird sichtbar, wenn man die auf ihm lagernden Darmschlingen nach beiden Seiten verschiebt. Es stellt einen in der Medianlinie liegenden länglichen Sack dar, der von rechts nach links zu gelegen ist. Ganz rechts liegt als spitzer Blindsack

der linke der 2 konischen Anhänge. In der linken Körperhälfte liegen zu oberst Dünndarmschlingen.

Die Verteilung des Mittel- und Hinterdarmes auf die Bauchhöhlenhälften ist ungefähr die gleiche wie bei dem eben beschriebenen Embryo. Jeder Abschnitt des Darmrohres zeigt, für sich betrachtet, folgende Beschaffenheit. Der Oesophagus weist äußerlich wie innerlich das entsprechende Aussehen auf wie beim älteren Embryo. Betrachten wir nun den Magen. Die Länge der *Curvatura major* beträgt 3,8 cm, die der *Curvatura minor* 0,5 cm. Der größte Umfang des cardialen Teiles mißt 1,7 cm, der des pylorialen 2,4 cm. Die Einbuchtung an der *Curvatura major* ist von der Insertion des Oesophagus 1,2 cm entfernt. Dort beträgt der Umfang des Magens 1,4 cm. Für die Form des Magens ist bemerkenswert, daß der cardiale Blindsack  $\frac{3}{4}$  einer Spiralwindung beschreibt. Bei diesem Embryo ist ferner die pyloriale Spitze wiederzufinden, die durch eine Einbuchtung an der *Curvatura major* hier und beim erwachsenen Tier gegen den übrigen Pyloriateil abgesetzt ist.

Bei Eröffnung des Magens längs der *curvatura maior* finden wir zunächst die erste trennende Falte. Von der zweiten Falte des erwachsenen Tieres ist nur eine schwache Andeutung vorhanden. Bemerkenswert ist bei diesem Embryo, daß die Längsfalten des cardialen Teiles nicht bis an die trennenden Falten reichen, sondern schon 0,2 cm vor ihnen endigen. Die Längsfalten sind an der *Curvatura major* stark geschlängelt und werden nach dem cardialen Blindsack zu auffallend hoch; so daß sie das Magenlumen bedeutend einengen.

Die Umbiegungsstelle des cardialen Blindsackes ist innerlich in Form eines breiten, abgerundeten Walles sichtbar. Von der Cardia aus ist auch hier deutlich eine Rinne zwischen den Längsfalten zu verfolgen. Vergleichen wir diese Verhältnisse mit denen des älteren Embryos, so lassen sich wesentliche Unterschiede feststellen. Dort wurde von einer Rinne nichts erwähnt, hier finden wir eine solche vor. Hingegen finden wir manche Uebereinstimmung mit dem erwachsenen Tier: die Rinne und die Verengung des Lumens im cardialen Blindsack durch Faltenbildung, sowie die auffallende Stärke der Wände. Die Oberfläche des pylorialen Teiles ist sammetartig, mit Wärzchen bedeckt. Der Mitteldarm ist 15 cm lang. Sein Durchmesser beträgt durchschnittlich 0,2 cm. Die innere Oberfläche des Mitteldarmes ist mit Zöttchen besetzt. Das Coecum weist eine Länge von 0,8 cm und einen größten Durchmesser von  $3\frac{1}{2}$  cm auf. Es ist auch in diesem Stadium ein



langgestreckter Sack. Der Fundus ist nicht abgerundet, sondern läuft in eine Spitze aus, die nach der Insertion des Mitteldarmes abgebogen ist. Das am Colonansatz liegende Ende ist bei diesem Embryo abgerundet und voluminöser als der Fundus des Coecums. Auch hier ist die Insertion des Colons nur durch einen Muskelstreifen angedeutet. Dieser Muskelstreifen bildet einen spitzen Winkel nach dem Mitteldarmansatz zu mit einem zweiten, welcher den dem Colon zunächstliegenden Teil des Coecums leicht gegen den Fundus abschnürt. Die 2 Muskelstreifen sind hier einander mehr genähert als in dem älteren Stadium. Bemerkenswert ist eine zweite Einschnürung, die ungefähr 0,2 cm weiter nach dem Fundus zu das Coecum bis dicht unterhalb der Insertion des Mitteldarmes umzieht.

Eröffnet man das Coecum, so sieht man wiederum die Scheidewand zwischen der oberen und mittleren Kammer mit ihrer runden Öffnung wohlausgebildet. In diesem Stadium ist auch die Scheidewand zwischen unterer und mittlerer Kammer verhältnismäßig deutlich sichtbar. Sie entspricht der äußerlich unterhalb der Insertion des Mitteldarmes liegenden Einschnürung. Der äußerlich die Insertion des Colons bezeichnende Muskelstreifen ist innen durch eine schwache leistenartige Erhebung angedeutet. Vom Fundus aus strahlen einige kurze Längsfalten in die cöcale Wand, die auch hier mit Zöttchen besetzt ist. Den beim älteren Embryo vorgefundenen blinddarmartigen Anhang am Hinterdarm finden wir bei dem vorliegenden Embryo wieder. Er ist auch hier an seinem Ende abgerundet. Dieses blinddarmähnliche Gebilde ist von jenem Muskelstreifen, der als die Ansatzgrenze des Colons angenommen wurde, 0,9 cm entfernt, jedoch nur  $\frac{1}{2}$  mm lang, während seine größte Breite 0,2 cm beträgt. Es ist somit sehr kurz im Verhältnis zu seiner Breite und vom Mesenterium eingeschlossen. Hinter diesem Anhang wächst das Colon um  $\frac{1}{2}$  mm an Breite. Vor dem Anhang jedoch beträgt sein Durchmesser nur  $1\frac{1}{2}$  mm, der sich bei der Insertion in den Anhang auf 0,1 cm vermindert. Die Breitenverhältnisse des Colons am Anhang sind also auffallend verschiedene. Die Art des Herantritts des Colons an den Anhang und an die folgende Colonstrecke ist genau dieselbe wie beim älteren Embryo. Der innere Bau des Anhanges entspricht dem des nächst älteren Embryos. Auch hier finden sich dieselben Längsfalten wie in dem ihm folgenden Colonteil. Die zwei konischen Anhänge sind in diesem Stadium ebenfalls deutlich angelegt und je 0,2 cm lang. Ihre Form und



Lagerung ist ganz entsprechend der des älteren Embryos. Die zwei Anhänge sind vom Coecum 3,2 cm entfernt. Die innere Oberfläche der Anhänge ist auch hier faltenlos. Sie sind in ihrer ganzen Länge hohl. Der hinter den zwei konischen Anhängen folgende Teil des Hinterdarmes mißt bis zum Eintritt ins Becken noch 3,8 cm. Die ganze Länge des Hinterdarmes beträgt 7,1 cm. Beim vorliegenden Embryo entspricht der Wechsel des Colondurchmessers dem des älteren Stadiums. Bei einem Vergleich der Teile des ganzen Darmes unter sich und mit denen des älteren Embryos ergibt sich folgendes in Bezug auf die Länge.

Der Magen ist auch bei dem jüngeren Embryo, wie eine Vergleichung der bezüglichen Maßzahlen zeigt, sehr voluminös im Verhältnis zum ganzen Darm. Bei diesem Embryo ist die Länge des Mitteldarmes 15 cm, die des Hinterdarmes 7,1 cm. Vergleichen wir diese Zahlen mit den entsprechenden des älteren Embryos, so finden wir eine Aenderung des Verhältnisses bei dem jüngeren Embryo zu Gunsten des Hinterdarmes. Dort verhält sich der Hinterdarm zum Mitteldarm ungefähr wie 1:3, hier bei dem jüngeren Stadium wie 1:2. Setzen wir die Länge des ganzen Darmes in Beziehung zur Länge des ganzen Tieres bei beiden Embryonen, so sind die Maßzahlen folgende:

Die Länge des älteren Embryos ist 15,4 cm

„	„	„	ganzen Darmes	„	42,6	„
„	„	„	jüngeren Embryos	„	10,7	„
„	„	„	ganzen Darmes	„	22,1	„

Es ist also der Darm des älteren Embryos verhältnismäßig länger als der des jüngeren, bei dem er, wenn die Verhältnisse übereinstimmen sollten, 29 cm lang sein müßte.

Ich teile nun die Untersuchungsergebnisse über einen zweiten Embryo von *Hyrax syriacus* mit, dessen Rückenlänge ohne Kopf 4,8 cm beträgt. Der Darm liegt größtenteils in der linken Körperhälfte. Der Magen ist J-förmig. Seine Längsachse läuft nicht mit der des Körpers parallel, sondern liegt schräg zu ihr von rechts nach links zu. Der größte Teil des J liegt links von der Medianlinie. Der äußere Rand des J entspricht der *Curvatura major*. Ungefähr in der Mitte des J ist eine sanfte Einbuchtung an der *Curvatura major* bemerkbar, die als äußerliche Scheidung des Magens in die cardiale und pyloriale Abteilung angenommen wird. Bemerkenswert ist noch, daß das Endstück des J nicht streng parallel der Hauptlänge läuft, sondern mit ihr etwas divergiert. Die beiden

Magenteile unterscheiden sich in ihrer Lagerung somit von den älteren Stadien, bei denen Parallelität der Schenkel oder Konvergenz vorlag. Der Oesophagus tritt ca. 0,3 cm links von der Medianlinie an den cardialen Schenkel. Der Pylorus liegt ungefähr in der Medianlinie. Die zwei konischen Anhänge liegen diesmal links von der Medianlinie, weisen aber auch in diesem Stadium nach links hinten. Das Coecum liegt bei diesem Embryo nicht in der Mitte der Bauchhöhle, sondern rechts an der Medianebene. Es ist ein ovales Gebilde, das sich von rechts-oben nach links-unten erstreckt, und zwar näher am Magen als in den älteren Stadien. Die Insertion des Kolons ist links am Coecum. Das Colon bildet in diesem Stadium zwei Schlingen, eine nach vorn und eine nach hinten zu gelagerte. Der Oesophagus zeigt auch hier dieselbe Lagerung wie bei den älteren Embryonen. Die innere Oberfläche weist die bekannten Längsfalten auf. Die Cardia ist verhältnismäßig weit. Der Uebergang der ösophagealen Längsfalten in die cardiale Abteilung läßt sich hier sehr gut feststellen. Am Magen beträgt die Länge der Curvatura major 2 cm, die der Curvatura minor 0,4 cm. Die Einbuchtung an der Curvatura major ist von der Insertion des Oesophagus 0,9 cm entfernt. Der Umfang der cardialen Abteilung beträgt 0,9 cm, der der pylorialis 2 cm. Aus einem Vergleich dieser Maßzahlen unter sich und mit denen des nächst älteren Embryos läßt sich folgendes ersehen. Die cardiale Abteilung ist in dem vorliegenden Stadium im Verhältnis zu der pylorialis voluminöser als in dem nächst älteren. Der bei dem nächst älteren Embryo erwähnte cardiale Blindsack ist auch in diesem Stadium vorhanden und zeigt ebenso die Neigung zur Spiralwindung. Ferner findet sich bei dem vorliegenden Embryo die sogenannte „pyloriale Spitze“ wieder, durch eine sanfte Einbuchtung gegen die Umgebung abgesetzt. Das Innere des Magens ähnelt dem des älteren Embryos. Auch hier sind zwei ausgesprochen verschiedene Magenabteilungen vorhanden. Doch fehlt eine trennende Falte; es ist vielmehr nur eine Kante vorhanden, die durch die scharfe Umknickung des pylorialis Teiles gegen den cardialen entstanden ist. Die zweite Falte dagegen ist deutlich sichtbar. Im cardialen Teil sind wiederum Längsfalten vorhanden, die in Form, Größe und Lagerung denen des älteren Stadiums entsprechen, sowie eine Rinne, die von der Cardia an der Curvatura minor bis zur pylorialis Abteilung zieht. Der cardiale Blindsack biegt scharf nach der Curvatura minor um. Infolge dieser plötzlichen Abbiegung entsteht wie beim vorigen

Embryo eine Art Wulst zwischen dem Blindsack und dem übrigen Teil der Cardia. Der Mitteldarm ist 7,3 cm lang und wiederum in der Nähe des Pylorus stärker an Umfang als in seiner übrigen Länge. Er beträgt im allgemeinen 0,1 cm. Das Coecum ist 0,4 cm lang und besitzt einen größten Durchmesser von  $1\frac{1}{2}$  mm. Der Fundus ist auch hier nach der Insertion des Mitteldarmes zu abgebogen. Das Colon ist durch eine leichte Einschnürung, nicht, wie in den älteren Stadien, durch einen Muskelstreifen gegen das Coecum abgesetzt. Das Coecum wird nun eröffnet. Man findet in ihm nur die Scheidewand, die bei den älteren Stadien die mittlere von der oberen Kammer trennte. Es fehlt die Anlage der Scheidewand zwischen mittlerer und unterer Kammer. Die vorhandene Scheidewand trennt somit das Lumen des Coecums von dem des Colons, und die Kammerung des Coecums fehlt in diesem Stadium.

Der blinddarmartige Anhang ist bei diesem Embryo deutlich ausgeprägt und mit  $\frac{1}{2}$  mm verhältnismäßig lang. Er ist vom Mesenterium umsäumt und daher im Situs zunächst verborgen. Vom Coecum ist der Anhang 0,5 cm entfernt. Seine innere Oberfläche entspricht der der älteren Embryonen. Dicht hinter dem Anhang ist das Colon  $\frac{3}{4}$  mm dick und wird dicht vor und hinter den 2 konischen Anhängen stärker. Diese sind vom Coecum 1,2 cm entfernt und deutlich ausgeprägt. Jeder von ihnen ist  $\frac{3}{4}$  mm lang. Vergleichen wir die Maßverhältnisse des ganzen Darmes unter sich und mit denen des vorhergehenden Embryos, so ergeben sich folgende Beziehungen. Bei dem nächst älteren Embryo ist die Länge der Curvatura major 3,8 cm, die des ganzen Darmes 22,7 cm. Stellen wir diesen Zahlenverhältnissen die entsprechenden des vorliegenden Embryos zur Seite, so ist der Magen hier noch verhältnismäßig größer als bei dem älteren Embryo. Vergleichen wir ebenso die Länge des Mitteldarmes mit der des Hinterdarmes, so erhalten wir das Verhältnis 2 : 1 wie beim vorigen Embryo. Bei einem Vergleich endlich der Länge des ganzen Darmes zur Länge des Tieres bei diesem und dem nächst älteren Embryo stellt sich folgendes heraus:

Länge des älteren Embryos	10,7 cm
„ „ ganzen Darmes	22,1 „
„ „ jüngeren Embryos	4,8 „
„ „ ganzen Darmes	11,3 „

Auch hier sehen wir bei dem jüngeren Embryo ein verhältnismäßiges Abnehmen der Länge des Darmes zu der des Körpers.



Meine Beobachtungen stimmen mit denen KAULLA's überein, mit den zwei Ausnahmen, daß ich keine Mitteldarmklappe fand und das Coecum nicht frei in die Leibeshöhle hing.

### C. Zusammenfassung.

Die Vergleichung der Befunde beim erwachsenen Tier und bei den Embryonen ergibt folgendes. Die Lagerung des Oesophagus ist bei den Embryonen ganz entsprechend der des erwachsenen Tieres, ist also der Gattung Hyrax eigentümlich. Das Gleiche gilt von den ösophagealen Längsfalten, die bis ins jüngste Stadium vorgefunden wurden. Sie sind als Fortsetzung der cardialen Längsfalten aufzufassen. Eine cardiale Klappe ist bei Hyrax nicht vorhanden.

Was die Einschnürung im Cardiateil betrifft, so ist als konstant die in der Curvatura minor liegende zu betrachten. Von den 7 Einschnürungen an der Curvatura major ist keine bestimmt als stets vorhanden anzusehen. Wohl ist aber eine Einschnürung des Magens an der Curvatura major feststehend, und zwar dort, wo innen die kardiale Oberfläche endet, denn die Embryonen zeigen sämtlich eine Einbuchtung in der Curvatura maior, die stets dort gelegen ist, wo die cardialen Falten aufhören. Die Einschnürung, die die pyloriale Spitze absetzt, ist gleichfalls bei allen Embryonen gefunden worden. Sie ist also als regelmäßige Bildung bei Hyrax anzunehmen.

Die Größe und Form der ersten Falte, die Cardial- und Pylorialteil trennt, ist bestimmt die des erwachsenen Exemplars, da wir sie bei den Embryonen wiederfinden. Die annähernd U-förmige Krümmung des Magens ist auch bei den Embryonen vorhanden. Die Lagerung der beiden Magenabteilungen zu einander beim erwachsenen Tier ist somit die für Hyrax eigentümliche. Die überwiegende Größe des Cardialteiles hängt bei Hyrax nicht ab von dem Alter des Individuums, sondern ist konstant. Die zweite trennende Falte ist als stets vorhanden zu bezeichnen, da sie sich bei allen Embryonen findet. Die hohen Längsfalten im Cardiateil sind normalerweise stets angelegt. Sie sind im cardialen Blindsack an der Curvatura major, d. h. links von der Cardia an, konstant am höchsten, so daß das Lumen des cardialen Blindsackes enger als in dem übrigen Teil der Cardiaportion wird. Der cardiale Blindsack ist in frühen Entwicklungsperioden der Gattung größer und stark gekrümmt gewesen. Er ist durch einen



Wulst von dem übrigen Teil der cardialen Abteilung geschieden. Die Rinne zwischen den cardialen Längsfalten ist konstant vorhanden und früher tiefer gewesen. Auf diese offenbar verschiedene Beschaffenheit des cardialen Blindsackes und des übrigen Teiles der cardialen Abteilung beim erwachsenen Tier und den Embryonen von *Hyrax syriacus* hin, und in Rücksicht auf die ehemalige Größe und Abknickung des cardialen Blindsackes können wir den Cardialteil als aus zwei Abteilungen bestehend betrachten. Was die Stärke der Wände betrifft, so ist sie im cardialen Teil stets bedeutender. Zotten sind der pylorialischen Abteilung stets eigen. Eine Pylorusklappe fehlt. Im Mitteldarm sind Falten nicht konstant vorhanden. Sie müssen erst nach der Geburt auftreten. Zotten dagegen sind stets angelegt. „Taschen“ im Dünndarm sind gleichfalls als späte Bildung im extrauterinen Leben anzusehen.

Am Coecum sind die Muskelstreifen und Einschnürungen als stets vorhanden zu betrachten, welche den Teil nächst dem Colonansatz von dem übrigen Teil des Coecums absetzen. Auch die untere und mittlere Kammer ist eine stetige Anlage. Es ist nämlich bei den Embryonen die Scheidewand zwischen mittlerer und oberer Kammer deutlich angelegt, und von der, die untere und mittlere trennt, sind mindestens Andeutungen vorhanden. Was die obere Kammer betrifft, so ist sie eine verhältnismäßig späte Bildung am Coecum. Sie ist beim jüngsten Embryo noch nicht vorhanden, erst bei dem ältesten Embryo ist sie als Kammer, die in ihrer Form der des erwachsenen Tieres ähnelt, ausgebildet. Sie entsteht dadurch, daß der die Insertion des Colons andeutende Muskelstreifen mehr und mehr nach dem Colon zu rückt. Diese obere Kammer ist somit zum Coecum zu rechnen, aber als eine späte Bildung aufzufassen. Die Auffassung CUVIER's, der diese Tasche als Beutel des Colons bezeichnet, ist also irrig. Falten im Inneren des Coecums sind ebenfalls früh angelegt und somit als stets vorhanden im Coecum anzusehen. Der blinddarmartige Anhang zwischen Coecum und konischen Anhängen ist keine zufällige, abnorme Bildung beim erwachsenen Tier, sondern eine konstante Anlage und ist relativ groß bei den Embryonen angelegt. Er ist als ein vierter Blinddarm, der beim erwachsenen Tier rudimentär geworden ist, zu betrachten. Die Neigung des Hyrax zur Blinddarmbildung ist somit auffallend groß. Auch die Längsfaltenbildung im Colon von dieser Stelle an ist konstant. Die zwei konischen Anhänge sind eine sehr frühe Bildung am Hyraxdarm. Die Ringmuskelstreifen in ihrer Wandung sind stets vor-

handen. Ein Processus vermiformis ist bei keinem Embryo gefunden worden. Was die übrigen Teile des Colons betrifft, so ist der Recessus als konstant hinzustellen. Er ist das Ueberbleibsel des breiten Colonansatzes am Coecum. Der verschiedene Durchmesser des Colons ist konstant. Nur ist beim erwachsenen Tier die bei den Embryonen auffallende Umfangszunahme an dem blinddarmartigen Anhang verschwunden. Wahrscheinlich steht dies im Zusammenhang mit der relativen Rückbildung des Anhangs. Es ist nun möglich, auf diese Befunde gestützt, eine vergleichend-anatomische Betrachtung anzustellen.

#### D. Vergleichung mit anderen Säugetieren.

In folgendem soll eine vergleichend-anatomische Betrachtung derjenigen Säuger, welche Aehnlichkeiten im Darmrohr mit Hyrax aufweisen, bezüglich des Magens und Darmes angestellt werden. So werde ich von den Perissodactylen Pferd, Tapir und Nashorn, von den Artiodactylen Pekar und Wiederkäuer zur Vergleichung heranziehen. Ferner erachtete ich es für wichtig, auch den Elefanten und die Nager mit Hyrax, was den Magen und Darm anlangt, zu vergleichen. Beginnen wir mit den Wiederkäuern. Sie zeigen zunächst wie Hyrax ösophageale Längsfalten. Ferner erstreckt sich die Schlundregion d. i. der Teil der inneren Magenoberfläche, welcher die direkte Fortsetzung der Schlundoberfläche ist und einen ähnlichen Bau zeigt wie diese, bei den Wiederkäuern über Pansen, Haube und Psalter. Dem entsprechen die Verhältnisse beim Hyraxmagen, denn auch hier sehen wir die Schlundschleimhaut in die des Magens übergehen. Ferner liegt eine, wenn auch entfernte, Aehnlichkeit des Hyrax- und Wiederkäuermagens darin, daß die linke Magenabteilung, bei den Wiederkäuern der Pansen, bei Hyrax der cardiale Blindsack, durch hohe Falten in Zellen geteilt ist. Diese fehlen dem Pekarimagen, wie aus der Beschreibung EDELMANN's<sup>1)</sup> hervorgeht. Danach zeigen der mittlere Sack des dreiteiligen Pekarimagens, „der größte Teil des linken und ein kleiner Streifen des rechten Sackes . . . eine drüsenlose, kutane, 2 mm dicke Schleimhaut mit hornigen, kegelförmigen, makroskopischen Papillen . . .“ Es fehlt somit dem Pekarimagen die Zellbildung im linken Magensack, als auch die Auskleidung der ganzen Oberfläche desselben mit Schlundschleimhaut.

1) Citirt nach OPPEL (1896).

Darum ähnelt er weniger als der Wiederkäuermagen dem Hyraxmagen im inneren Bau. Was endlich die Dreiteiligkeit des Pekari-magens betrifft, so ist sie äußerlich am Pekarimagen sichtbar, nicht aber am Hyraxmagen, so daß darin ebenfalls eine Abweichung liegt.

Vergleichen wir nun den Hyraxmagen mit dem der Perissodactylen. Wenn wir die Beschreibung vom Pferdemagen nach ELLENBERGER und BAUM (1900) zu Grunde legen, so finden sich Aehnlichkeiten mit dem Magen des Hyrax in Bezug auf die deutliche halbmondförmige Scheidefalte zwischen Cardial- und Pylorialteil und die sogenannte „Pfortnerhöhle“. Dies „Antrum pylori“ des Pferdes ist „eine dickwandige Aussackung, die indes verschieden entwickelt ist“. Sie ist äußerlich durch eine Einschnürung angedeutet. Mit dieser Pfortnerhöhle zeigt die pyloriale Spitze des Hyraxmagens, die ebenfalls durch eine Einschnürung begrenzt wird, eine gewisse Aehnlichkeit. In ihr bemerkten wir Leisten, die zum Teil zum Pylorus ziehen; auch beim Pferde sind „Leisten sichtbar, die nach dem Pylorus zu ziehen und sich stellenweise in Zotten auflösen.“ Eine große Aehnlichkeit der inneren Oberflächen der beiden Magen liegt darin, daß beim Pferde die Schleimhaut der linken Magenabteilung auf der Seite der halbmondförmigen Falte hinaufzieht, die der Schlundhälfte zugekehrt ist. Ferner ist der Pferdemagen dem des Hyrax insofern ähnlich, als auch dort die Schlundregion weit ausgedehnt ist. Sie bildet  $\frac{1}{3}$  der Magenoberfläche beim Pferd. Eine merkliche Verschiedenheit zum Hyraxmagen liegt in einer „die Schlundöffnung umgebenden Muskelschlinge“, die beim Pferd die Stelle einer Cardialklappe vertritt. Ferner ist beim Pferd die Oberfläche des Oesophagus und des Cardiateils faltenlos und zeigt nicht die geringste Andeutung einer Zweiteilung, hingegen zeigt ein Teil der pylorialen Abteilung beim Pferd „ein mehr oder weniger zerklüftetes (mitunter fast warziges) Ansehen und wird durch seichte, schmale, in den verschiedensten Richtungen verlaufende Furchen in eine Anzahl unregelmäßiger Felder zerlegt“. Dies Verhalten weicht von dem des Hyrax durchaus ab. Von einer Schlundrinne ist bei ELLENBERGER und BAUM (1900) nichts erwähnt. Wir finden also den Pferdemagen einfach im Verhältnis zum Hyrax- und Pekarimagen. Beim Tapir und Rhinoceros sind die Verhältnisse ähnlich denen des Pferdes. Auch bei diesen beiden Tieren findet sich eine Schlundregion. Sie ist jedoch beim Tapir geringer, beim Nashorn verhältnismäßig weiter ausgedehnt als beim Pferde.



Aus all diesen Vergleichen geht hervor, daß der Hyraxmagen mehr Aehnlichkeit mit dem Magen der Artiodactylen und unter den Artiodactylen wiederum dem der Ruminantien ähnlicher ist als dem der Non-ruminantien.

Mitunter findet man den Hyrax dem Elefanten auf Grund der Beschaffenheit des Carpus angereiht. Vergleichen wir nun die Magen von Elefant und Hyrax. Der Elefantenmagen wird unter die einfachen Magen gerechnet, d. h. er weist keinerlei Sonderung in Abteilungen durch Scheidewände auf. Eine neuere Beschreibung des Elefantenmagens giebt FORBES (1879<sup>1</sup>). Er erwähnt 15 gürtelförmige Falten im cardialen Blindsack. Die Schleimhaut des Schlundes ist scharf abgesetzt von der des Magens. Es ist also eine Schlundregion in unserem Sinne hier nicht vorhanden. Doch ist eine gewisse mechanische Funktion infolge der Anwesenheit der Querfalten in cardialen Blindsack immerhin annehmbar und damit eine Zweiteilung des Magens. Indessen liegt ein Unterschied mit den bezüglichen Verhältnissen bei Hyrax darin, daß die Schlundschleimhaut beim Elefanten scharf von dieser Faltenregion abgegrenzt ist.

Man hat ferner den Hyrax auf Grund der Aehnlichkeit des Gebisses zu den Nagern gezählt. PALLAS nennt ihn *Cavia capensis*, andere haben ihn *Procavia* genannt. Vergleichen wir nun den Hyraxmagen mit dem der Nager. Wir legen die Angaben aus OPPEL's Werk (1896) dem Vergleich zu Grunde. Bei den Leporiden, Hystriiden, Sciuriden und Castoriden ist der Magen ein einfacher, drüsiger Sack ohne jegliche Abteilungsbildung und Schlundregion. Bei den Muriden und Arvicoliden ist die Sonderung in 2 Magenabteilungen mehr oder weniger weit durchgeführt. Bei ihnen ist auch in verschiedener Ausdehnung eine Schlundregion, d. h. ein drüsenloser verhornter Teil der Magenoberfläche vorhanden. Doch ist hier die Schlundregion nicht vergleichbar der der Perisso- und Artiodactylen, denn zunächst fehlt sie bei manchen Nagerarten ganz und ist schon deshalb als nicht konstant für die Ordnung anzusehen, während wir sie bei Hyrax, den Artio- und Perissodactylen stets vorfinden. Weiterhin spricht die Ontogenie gegen eine Schlundregion, welche der bei Perisso- und Artiodactylen und bei Hyrax entspräche. Denn sie ist nach TOEPPER (1891<sup>1</sup>) aus einem Bezirke der Zellschichten entstanden, „welche die unzweifelhaft als Magenhöhle zu bezeichnende Er-

---

1) Citirt nach OPPEL (1896).



weiterung des Vorderdarmes auskleiden“. Bei den Artio- und Perissodactylen und bei Hyrax ist die Schlundregion nach Literaturangaben und dem eigenen Befund als direkte Fortsetzung des Schlundes zu betrachten. Eine Schlundrinne ist zwar bei manchen Nagern vorhanden. Doch darf sie nach BRÜMMER (1876) nicht mit der Schlundrinne der Wiederkäuer verglichen werden. Sie scheint nach TOEPFER (1896) „nur der Wasserleitung in den rechten Magensack vorzustehen“. Einige der hier herangezogenen Magen haben ältere Autoren untereinander verglichen und in eine phylogenetische bzw. systematische Reihe zusammengestellt. Da ich mir aber von dergleichen Spekulationen keinen Nutzen verspreche, werde ich sie beiseite lassen.

Ziehen wir den Darm in den Bereich der vergleichenden Betrachtung. Ein dem Hyraxcoecum äußerlich ähnliches weist zunächst Manatus auf. OPPEL (1897) beschreibt dessen Blinddarm folgendermaßen: „Am blinden Ende des Coecums finden sich ein paar kleine, wie 2 Hörner abstehende, blinde Anhänge, die Cöcalanhänge, sie münden in einen unteren unpaaren Cöcalraum. Darauf sitzt nach oben der weiteste Teil des Cöcums, aus einer paarigen symmetrischen Ausbuchtung bestehend. Das Ileum mündet da, wo die beiden Ausbuchtungen dieses Teiles mit dem genannten unpaaren Cöcalraum zusammenstoßen. Es sitzt weiter nach oben nochmals ein oberer rundlicher, unpaarer Sack, der durch eine scharfe, vorspringende Falte von dem großen, paarigen Raum abgesetzt ist. Dieser rundliche Sack verengert sich rasch, um in das schmalkalibrige Colon überzugehen.“ Wir finden also hier drei Abteilungen des Coecums und vor allem einen Sack auf den zwei unteren Abteilungen sitzend. Der Beschreibung nach scheint dieser Sack zum Colon zu gehören, ist also nicht homolog der oberen Kammer am Coecum des Hyrax, die, wie wir sahen, zum Coecum gehört. Bei einem Vergleich mit dem Coecum der Artiodactylen stellt sich heraus, daß das Coecum des Hyrax ungleich größer im Verhältnis zum Magen ist als das der Artiodactylen. Bei letzteren ist es verhältnismäßig klein. Beim Pekari ist es kurz, beim Nilpferd fehlt der Blinddarm. Bei den Wiederkäuern ist das Coecum kegelförmig, verhältnismäßig klein und zellenlos. Vergleichen wir den Blinddarm des Hyrax mit dem der Perissodactylen, so finden wir manche morphologische Aehnlichkeit. Vor allem ist die Größe des Coecums hier wie dort hervorzuheben. Beim Pferd ist die Kapazität des Coecums doppelt so groß als die des Magens. Beim Tapir ist sie etwas geringer. Auch der Blind-

darm des Nashorns ist beträchtlich lang und breit. Vor allem finden sich auch beim Pferd 4 Bandstreifen am Coecum und die Einteilung in Taschen, die freilich anders gelagert sind als bei Hyrax, aber doch einen wesentlichen Unterschied zum Coecum der Wiederkäuer bilden. Betrachten wir nun das Coecum der Nager. Es ist meist groß, oft weit größer an Kapazität als der Magen. Bei einigen Arten ist es mit zahlreichen Taschen, bei *Lepus* mit einer Spiralfalte versehen. Was die Form des Blinddarmes betrifft, so finde ich in dem Werke TULLBERG'S (1899) zwei Formen, welche in den bezüglichen Verhältnissen Ähnlichkeit mit Hyrax aufweisen. Bei *Pedetes caffer* ist „der Blinddarm in Anbetracht seiner Länge ungewöhnlich weit und entbehrt gänzlich einer Spiralvalvel“, der Form nach zeigt sein Fundus ganz wie bei Hyrax eine sackartige Beschaffenheit. Auch zeigt das Coecum des *Pedetes* nach TULLBERG'S Abbildung (Taf. 44, Fig. 5) eine dem Fundus gegenüberliegende Tasche von ziemlicher Größe, die dem oberen Teil des Hyraxcoecums sehr ähnlich sieht. Die zweite Form ist *Perodipus agilis*. Dort ist das Coecum wie bei Hyrax nicht lang, „weit und stumpf, mit etlichen starken Einschnürungen“, wie auch die Abbildung (Taf. 46, Fig. 9) besagt, ist das Coecum, ähnlich dem Hyraxcoecum, hier ebenfalls in Etagen geteilt. Das Coecum des Elefanten ist groß, ausgesackt, von 3 Bandstreifen durchzogen.

Schließen wir zum Vergleich den Blinddarm der Fleischfresser an, so ist er im scharfen Gegensatz zu der Gruppe der Perissodactylen und Nager klein und einfach, zum Teil fehlt er überhaupt.

Am Colon ist es der Recessus, der sich mit der Ampulla coli der Nager wohl vergleichen läßt. TULLBERG (1899) macht darüber eine Reihe Angaben im Text und bildet die Ampulla coli oft ab. Unter den Nagern, die diesen Abschnitt des Colons aufweisen (*Lepus*, *Lagomys*, *Geomys tuza*, *Coelogenys paca*, *Georychus capensis*, *Erethizon dorsatus*, *Coendu novae-hispaniae*, *Haplodon rufus*, *Sciurus vulgaris*, *Perodipus agilis*), weise ich auf *Geomys tuza* (Taf. 46, Fig. 11, 12) hin, wo die Ampulla coli besonders deutlich zu sehen ist.

Vergleichen wir endlich die 2 konischen Anhänge mit den ähnlichen Bildungen anderer Vertebraten. Mehrere Autoren haben auf die Ähnlichkeit mit den 2 Blinddärmen mancher Vögel hingewiesen. Diese Ähnlichkeit besteht indes nur für einen flüchtigen Blick. Bei eingehender Betrachtung muß man den Gedanken an eine Homologie von der Hand weisen. Schon MECKEL

hat dies klar ausgedrückt. Er meint, daß sie sich von den Blinddärmen der Vögel „durch ihre zugespitzte Gestalt, die Weite ihrer Mündung, selbst den Mangel von Zotten, die wenigstens im Anfang bei so großen Vogelblinddärmen vorkommen, und ihre ansehnliche Entfernung vom Ende des Darmkanales“ unterscheiden. Unter den Säugern finden wir dem Aussehen nach ähnliche Bildungen beim Ameisenbären (*Myrmecophaga didactyla*) und bei *Dasyus sexcinctus*. Im Vergleich zu den 2 konischen Anhängen des Hyrax sind die 2 Blinddärme dieser beiden Tiere echte Coeca. Sie liegen am Ende des Mitteldarmes, der sich durch seinen geringeren Umfang an dieser Stelle deutlich vom Hinterdarm unterscheidet. Die konischen Anhänge des Hyrax sind aber keine echten Blinddärme, denn sie liegen weit hinter dem Ende des Mitteldarmes. Sie sind wie der vorerwähnte blinddarmartige Anhang als einfache Erweiterungen des Colons aufzufassen.

Betrachten wir nun die Beziehungen des Magens zum Darm und deren Anpassung an die Lebensweise des Tieres bei Hyrax im Vergleich zu anderen Säugetierarten. Bekanntermaßen ist das Darmrohr der Pflanzenfresser im allgemeinen länger und komplizierter als das der Fleischfresser. Bei den Fleischfressern ist der Magen ungeteilt, der Blinddarm kurz oder fehlt ganz, die Länge des Darmrohres ist geringer als bei den Pflanzenfressern. Demgegenüber kann man beim Darmrohr des Hyrax die Eigenheiten des Pflanzenfressermagens und Darmes leicht herauskennen. Zunächst haben wir es mit einem zusammengesetzten Magen zu thun. In Bezug auf die Differenzierung in Abteilungen weist der Hyraxmagen morphologische Aehnlichkeit mit dem Wiederkäuermagen auf. Ist er ihm auch in Bezug auf die Funktion ähnlich? Der Pansen der Wiederkäuer ist zur Kaufunktion, wie sie z. B. der Vogelmagen ausübt, wegen der relativen Schwäche seiner Wände ungeeignet. Dagegen wird er als eine Vorratskammer für Speisen betrachtet, die einer weiteren Zerkleinerung durch die Zähne bedürfen. Dazu ist er durch seine Expansionsfähigkeit und Größe sehr geeignet. Die beiden Cardialabteilungen des Hyraxmagens können unmöglich die Funktion des Wiederkäuermagens erfüllen. Seine Wände sind enorm dick, infolgedessen das Lumen eng und die Wände nicht expansionsfähig. Aber gerade durch die Stärke der Wände, vor allem durch die Anwesenheit der mächtigen Falten und der dicken Muskelschicht im Blindsack ist er zum Zermahlen und Zerkneten der Nahrung sehr geeignet. Er ist wie auch die rechts von der Cardia liegende Abteilung des



Cardiateils als ausgesprochener Muskelmagen zu bezeichnen, während er als Speicher viel zu klein wäre. Schon GEORGE hat auf die mechanische Funktion des Cardiateils hingewiesen. Der Magen hat also hier die Funktion des Gebisses teilweise übernommen. Mit dieser Annahme stimmen auch die Angaben älterer Autoren überein. HENNAH fand den Magen von allen geschossenen Klippschliefern stets „von kaum gekautem Futter“ erfüllt. Aus der Beschaffenheit des Hyraxmagens kann man schließen, daß ein Wiederkauen ausgeschlossen ist, denn einmal ist es dann unnötig, und dann ist für das Wiederkauen ein Speicher Vorbedingung, in dem die Speisen so lange untergebracht sind, bis das betreffende Tier in Ruhe das Wiederkaugeschäft vollziehen kann. Diese Vorbedingung ist für den Hyraxmagen nicht vorhanden. Gegen das Wiederkauen spricht ferner die Enge der Cardia. Es finden sich zwar einige Angaben in der Litteratur, daß Hyrax wiederkauete. Indes spricht folgende Beobachtung dagegen. Ich beobachtete den Hyrax im hiesigen zoologischen Garten beim Fressen. Er bewegte die Kiefer ähnlich wie die Wiederkäuer, und zwar von links nach rechts. Akazienblätter fraß er mit Vorliebe. Die Zweige zerteilte er in der Weise, daß er jeden Zweig quer zwischen die hinteren Zähne nahm und dann durchbiß. Nach Genuß der Blätternahrung sah ich ihn noch 10 Minuten lang etwa alle 20 Sekunden 2—3 Kaubewegungen machen. Ich hatte den Eindruck, als ob er kleine Blatteile, die in der Mundhöhle zwischen den Zähnen festgelegen hatten und dann durch Zunge und Speichel in den Bereich der Kauflächen befördert wurden, kaute. Daß dies kein Wiederkauen sein konnte, geht schon daraus hervor, daß er nach verabreichter festerer Nahrung, wie Mais, Mohrrüben, Brot, Hanf, diese periodischen Kaubewegungen nach weit längeren Pausen machte als bei der Blätternahrung. Diese Stoffe kaute er sorgfältiger als Blätter. An die eingenommene Mahlzeit schloß sich sofort ein Schlaf, den ich ihn während zweier Stunden nicht durch Kauen unterbrechen sah.

Mit der Funktion des Hyraxmagens ist die des Nagermagens ebenfalls nicht vergleichbar. Denn der Nagermagen weist nicht diese starken Wände und eine derartige raue Oberfläche auf, daß sie als Mühle fungieren könnte. Dagegen ist er geräumig. Er ist als Vorratskammer aufzufassen. „Es ist sicher, daß alle herbivoren Tiere größere Nahrungsmengen aufnehmen, als in kurzer Zeit der Magen verdauen kann. Man kann daher die Hornepithel tragenden Magenabteilungen der herbivoren Säuger gewissermaßen als einen



Warteraum betrachten, aus dem kleinere Portionen entweder direkt oder auf einem Umwege über die Mundhöhle in den verdauenden Drüsenabschnitt des Magen gesandt werden. Möglicherweise findet in ihm auch bei Nagern eine vorläufige Maceration statt“ (TÖPFER 1891). Wir sehen, daß der Cardialteil des Hyraxmagens in seiner Funktion von dem der übrigen Pflanzenfresser abweicht. Vielleicht hängt die Ausbildung eines starken Muskelmagens mancher Tiere mit der geringen Menge des zugeführten Wassers zusammen. Denn wir sehen bei den Vögeln gerade einen kräftigen Muskelmagen, die entweder mit Vorliebe, wie PAGENSTECHER (1877) sagt, „trockene Frucht fressen“, wie die Hühner, Tauben, oder auf große Wasserzufuhr verzichten müssen, wie die Strauße. Morphologisch indes entspricht der Hyraxmagen dem der selenodonten Artiodactylen insofern am meisten, als bei ihm ebenfalls eine Arbeitsteilung des linken Magenteiles vorliegt.

In welchen Beziehungen steht nun der Magen zum Darm, insbesondere zum Blinddarm bei Hyrax im Vergleich mit anderen Tieren? Wie uns die Wiederkäuer deutlich zeigen, weisen die Tiere, die einen komplizierten Magen besitzen, im allgemeinen einen einfachen Blind- und Enddarm auf. Bei Hyrax nun ist eine Differenzierung des Magens wohl vorhanden, doch geht sie nicht so weit wie bei Pekari und Wiederkäuern. Infolgedessen ist die Blinddarmbildung bei Hyrax in höherem Maße eingetreten als bei jenen Tierarten. Es herrscht aber auch noch eine Gesetzmäßigkeit in Bezug auf den Grad der Blinddarmbildung bei den Pflanzenfressern in Abhängigkeit von der Art des Futters. PAGENSTECHER (1877) äußert sich darüber, wie folgt: „Bei den Säugern tritt das Prinzip reiner hervor, daß bei Tieren, welche grobe Nahrung von geringem Futterwerte in großen Massen nehmen, namentlich wenn das periodisch geschieht, der Darmkanal lang und weit und in seinen Blindsackabteilungen besonders gut entwickelt ist; bei solchen, welche zwar Nahrung von einem nur mäßigen Futterwerte nehmen, Körner, Früchte, diese aber häufig, jedesmal in kleineren Mengen und gut gekaut, der Darmkanal zwar eng und in seinen Blindsackabteilungen weniger entwickelt, aber noch lang ist, so daß er jenes Futter längere Zeit mit verhältnismäßig sehr ausgedehnten Flächen in Berührung bringt . . .“ Faßt man als Blindsackabteilungen auch die des Magens auf, so finden wir die Angabe PAGENSTECHER's meist bestätigt. Die Tiere, welche vorwiegend Gräser, Blumen, Blätter fressen, zeigen in der That zumeist Neigung zur Blindsackbildung. Dahin gehören unter den reinen

Pflanzenfressern die Perissodactylen, unter ihnen das Pferd mit seinem gekammerten Blinddarm. Die Artiodactylen weisen zum Ersatz meist einen zusammengesetzten Magen auf. Die Nager sind in solche zu trennen, welche sich vorwiegend von Blättern nähren, und solche, die Körner und Früchte vorziehen. Zu den ersteren gehören vor allem die Leporinen mit ihrer Spiralfalte und den vielen Taschen in ihrem Coecum, zu den letzteren Hamster und Maus. Doch sind die Mäusearten schon nicht reine Pflanzenfresser, da sie auch Kerbtiere, Fleisch etc. nicht verschmähen. Sie weisen ein einfacheres und kleineres Coecum auf als jene. TULLBERG spricht sich ähnlich aus wie PAGENSTECHER. Der reiche Gehalt an Cellulose in der Nahrung der Pflanzenfresser rufe die Blinddarmbildung hervor. Er belegt diese Behauptung mit Beispielen. Hyrax nun, abgesehen von Dendrohyrax, der ja Fruchtfresser ist, findet auf dem felsigen Gelände wenig mehr als Gräser. Dementsprechend ist bei ihm die Neigung zur Blindsackbildung begründet und damit die Möglichkeit, die Nahrung mit großen Flächen in Berührung zu bringen. Auf diese Weise ist die Verdauungsarbeit zum großen Teil dem Magen abgenommen. Dies steht auch im Einvernehmen mit der relativ geringen Kapazität des Magens, die ja nur die Hälfte des Coecums beträgt.

Als Resultat aus der vorhergehenden Betrachtung läßt sich feststellen, daß Hyrax der Beschaffenheit des Magens nach entfernt den Wiederkäuern ähnelt, womit natürlich keine phylogenetische Beziehung ausgesprochen werden soll. Der Darm dagegen (Coecum, Ampulla coli) weist manche Ähnlichkeit mit dem der Nager auf.

## II. Urogenitalsystem.

### A. Historisches.

Der Untersuchung des Urogenitalsystemes schicke ich wiederum eine historische Uebersicht voraus. In der Litteratur finden sich über das Urogenitalsystem des Hyrax Angaben von PALLAS, CUVIER, KAULLA, OWEN, MARTIN; genauere Beschreibungen lieferten BRANDT, GEORGE und OUDEMANS. Die bei den erwachsenen Tieren von mir gefundenen Resultate sind bezüglich des Urogenitalsystemes folgende. Die rechte Niere (Fig. 4) liegt etwa 0,5 cm weiter kranial als die linke. Die rechte Niere ist im Umriß etwa mandelkernförmig, die linke halbmondförmig. An der rechten Niere lassen

sich eine laterale und 2 mediale Kanten unterscheiden. Die Oberfläche jeder Niere ist glatt. Die rechte Niere zeigt eine in der Dorsalfläche ziehende Furche, die parallel dem medialen Nierenrande in den Hilus verläuft. Dieser hat bei jeder Hyraxnieren die Form eines Kartenherzens und liegt weiter nach dem distalen Nierenrande zu als nach dem proximalen. Im Inneren ist eine durchschnittlich 0,5 cm dicke Rindensubstanz und eine 0,6 cm dicke Markschrift zu unterscheiden. Es ist nur eine kuppelförmige Nierenpapille vorhanden. Nahe bei den Nieren liegen die Nebennieren, und zwar am proximalen Nierenende dort, wo die ventrale Nierenfläche zur medialen umbiegt. Die linke Nebenniere ist ein wurstförmiges Gebilde, die rechte sieht einer dreiseitigen Pyramide ähnlich. Im Inneren ist eine Rindenschicht und eine breitere Markschrift zu unterscheiden. Entsprechend der verschiedenen Lage der Nieren ist der rechte Ureter um etwa 0,5 cm länger als der linke. Die Ureteren konvergieren mäßig nach der Harnblase zu und zeigen nirgends eine Knickung. Jeder Ureter verläuft etwa 0,6 cm in der Wand der Harnblase und zeigt dort eine halbmondförmige Mündung. In der Mitte seiner Längsausdehnung ist jeder Ureter am dünnsten. Drüsen fehlen im Ureter, dagegen sind 6—8 Längsfalten vorhanden. Die Ureterinsertionen liegen an der Dorsalseite am Scheitelteil der Harnblase (Fig. 4) und sind 1,9 cm voneinander, vom Orificium vesicae 3 cm entfernt. Ein Trigonum vesicae ist nicht zu unterscheiden. Die Schleimhaut weist schwach angedeutete, wellige Fältchen auf, die nach dem Orificium vesicae verlaufen. Der Ausführgang der Harnblase, die Urethra, ist mit etwa 3 cm sehr lang. Sie zeigt innen 20—30 Längsfalten. Drüsen fehlen in der Urethra. An die Befunde bezüglich des Harnapparates schließe ich zunächst die beim männlichen Geschlechtsapparat. Jeder Hoden (Fig. 4) hat im Umriß etwa die Form einer Ellipse und weist 3 glatte Flächen, nämlich eine dorsale, eine ventrale und eine dorso-ventral gestellte auf. Das distale und das proximale Ende des Hodens sind nicht abgerundet, sondern kantig. Der Nebenhoden liegt als plattes, bandförmiges Gebilde der Dorsalfläche des Hodens an. Der Nebenhoden geht in das zwirnsfadendünne, stark geschlängelte Vas deferens über, das sich am distalen Ende unter Zunahme seines Durchmessers knäuelnd und nun Receptaculum seminis von mir genannt wurde. Jedes Vas deferens ist wie in einem Schlauche in einer Membran eingeschlossen, die am Beginn des Receptaculum seminis jeder Seite in eine sackartige Umhüllung übergeht, die beide Receptacula seminis zusammen umschließt. In den Receptacula seminis fand ich zahlreiche Spermatozoen. Dagegen fand ich keine Spermien in den Samenblasen (Fig. 4). Jede Samenblase ist in unentwirrtem Zustande fast 3 cm lang, lanzettförmig und wird von einer feinen Membran zusammengehalten. In entwirrtem Zustande ist die Samenblase ein Gebilde, das aus einem zickzackartig verlaufenden Hauptast, von dem etwa 10 Nebenäste mit Seitenästchen abgehen, besteht. Die längeren Nebenäste sind in mäandrische Windungen



gelegt. Die Wandung der Samenblase zeigt tubulöse Drüsen. Die Samenblasen münden getrennt von den Vasa deferentia in die Harnröhre. Der Samenblase sieht die Prostata (Fig. 4) in unentwirrtem Zustande ähnlich. Nach Durchtrennung der sie zusammenhaltenden Membranen dagegen ist sie einem Zweige ähnlich, an dem die Blätter ohne bestimmte Anordnung auf kurzen Stielen sitzen. Die Wandung zeigt tubulöse Drüsen. Das 3. Paar der accessorischen Geschlechtsdrüsen, die COWPER'schen Drüsen, fehlte an meinem Präparat. Die Mündungen der vorhandenen accessorischen Geschlechtsdrüsen, also der Samenblasen und der Prostata, und die Mündungen der Vasa deferentia liegen sämtlich getrennt voneinander am Beginn des Bulbus (Fig. 4) des Urogenitalkanales. Dieser stellt eine dorsale, etwa eiförmige Verdickung der Wandung des Urogenitalkanales dar. Er ist etwa 2 cm lang und 1,7 cm hoch. Den größten Teil des mächtigen Bulbus bildet der Muse. bulbo-cavernosus. Der zweite Teil des Urogenitalkanales, der Penis (Fig. 4), ist ein stumpfwinklig gebogenes Rohr, dessen Querschnitt halbmondförmig ist. Das Praeputium läßt das distale Ende der Eichel frei. Die Eichel zeigt auf der Ventral- und der Dorsalseite seichtere und tiefere Längsfurchen, außerdem ringsverlaufende Fältchen. Ein Eichelhals und eine Eichelkrone sind nicht ausgebildet. Ebenso fehlen Haare oder Stacheln an der Eichel. Die Mündung des Urogenitalkanales stellt einen dorso-ventral verlaufenden Spalt dar. Zwischen den Corpora cavernosa penis ist ein schwaches Septum ausgebildet. Auf dem „Rücken“ des Penis zieht sich ein Muskelstrang hin, der in der Nähe der Eichel ansetzt. Im Anschluß an die Befunde beim männlichen Genitalsystem führe ich kurz die bei dem weiblichen Geschlechtsapparat an, und zwar zunächst die auf Ovarien und die Tuben bezüglichen. Das Ovar des Hyrax ist durch Furchen in Lappen zerlegt, bohnenförmig und ruht in einer Tasche, die sich distal öffnet. Das Ostium tubae liegt am proximalen Ende des Ovars. Von da aus verläuft die Tube etwa S-förmig. Einen Nebeneierstock fand ich nicht. Vom distalen Ende der Tube ab beschreibt jedes Horn des Uterus einen ventralwärts gelagerten Bogen. Die Länge jedes Hornes ist etwa 4 cm. Der Uterus dagegen mißt nur 2 cm in der Länge. Er ist dorso-ventral zusammengedrückt und zeigt innen Querwülste. Der Muttermund ist so gebildet, daß der Uterus wie ein plattgedrücktes Rohr in die Vagina hineinragt. Die Vagina ist bis zur Schamspalte 5 cm lang. Seitlich vom Muttermund liegen 2 Divertikel der Vagina, so daß sie dort am breitesten ist. Die Vagina zeigt innen Querfalten. Die Urethralmündung ist vom Muttermund 3 cm entfernt. Von da ab zeigen sich Längsfalten in der Vagina, die bis zu den äußeren Genitalien ziehen. Diese haben folgende Beschaffenheit. Große und kleine Labien sind vorhanden. Die Clitoris ist zapfenförmig und vom Praeputium clitoridis bedeckt. Hinter der Clitoris findet sich eine Nische in der Vagina. Schließlich ist der Damm des Hyrax durch eine quere Falte dargestellt, deren Rand vom Rande des Anus etwa 0,7 cm entfernt ist.



## B. Beschreibender Teil.

### a) Harnapparat.

#### Nieren.

Im Anschluß an die historischen Angaben über das Urogenitalsystem des erwachsenen Tieres teile ich nun die Befunde am embryonalen Harngeschlechtsapparat mit. Zunächst untersuchte ich einen weiblichen Embryo von Dendrohyrax, der eine Schnauzen-Steißlänge von 15,4 cm aufwies (Fig. 8). Meine Untersuchungsergebnisse in Bezug auf die Lagerung der Nieren waren folgende. Die Nieren reichen kranialwärts beide etwa bis zur drittletzten Rippe. Dabei liegt die rechte Niere etwa  $1\frac{1}{2}$  mm weiter kranialwärts als die linke. Kaudalwärts reicht die linke Niere bis in die Mitte des 5. Lendenwirbels, während die rechte mit dem kranialen Rande dieses Wirbels abschneidet. Die Dorsalflächen der Nieren liegen mit dem medialen Rande auf den Psoaspilearn, mit dem übrigen Teil auf den Rippen und der Körperwandung. Die Ventralfläche der rechten Niere ist größtenteils von Hinterdarmschlingen, die der linken Niere vom Magen und von Mitteldarmschlingen bedeckt.

Die Gestalt jeder Niere ist annähernd bohnenförmig. Die linke Niere zeigt ähnlich wie das erwachsene Tier 2 mediale und 2 laterale Kanten, die aber nur auf der proximalen Hälfte der Niere deutlich sind. Die Nierenoberfläche ist glatt. Der Hilus liegt etwa in der Mitte des medialwärts gelegenen Teiles der Nierenoberfläche. Seine Gestalt ist etwa die eines Kartenherzens.

Die größte Länge des Hilus beträgt 0,3 cm, seine größte dorso-ventrale Breite 0,2 cm. Die Länge der linken Niere beträgt 0,1 cm, ihre Breite am Hilus 0,6 cm, ihre dorso-ventrale größte Dicke 0,7 cm. Auf dem Längsdurchschnitt zeigt die Niere eine Rindensubstanz von einer Dicke von 0,2 cm, eine Marksubstanz von  $2\frac{1}{2}$  mm Breite. Es ist nur eine Nierenpapille vorhanden. Die rechte Niere zeigt eine längsverlaufende Furche auf der Dorsalfläche, die am proximalen Ende der Niere beginnt und in den Hilus verläuft; andere Einbuchtungen als diese weist die Niere nicht auf. Der Hilus der rechten Niere gleicht an Gestalt, Lage und Größe dem der anderen Niere. Die Länge der rechten beträgt  $11\frac{1}{2}$  mm, ihre Breite am Hilus 0,7 cm, ihre dorso-ventrale größte Dicke 0,6 cm.

Meine Untersuchung betreffs des Situs der Nieren eines männlichen Embryos von *Hyrax syriacus* (Fig. 5 und 6) von 10,7 cm Schnauzen-Steißlänge ergab folgende Resultate. Das kraniale äußerste Ende der rechten Niere reicht bis zur drittletzten Rippe, während das der linken Niere mitten zwischen der drittletzten und vorletzten Rippe liegt. Die rechte Niere liegt also weiter kranialwärts als die linke. Die dorsale und die ventrale Fläche der Nieren sind mit denselben Organen in Berührung wie bei dem älteren Embryo. Die Hauptlängsrichtungen der beiden Nieren divergieren distalwärts ein wenig. Der Nierenhilus ist jederseits von der Ventralseite aus nicht ohne weiteres sichtbar, da er nach medial-dorsal zu gelegen ist. Legte man durch den Hilus und den konvexen Rand jeder Niere eine Ebene, so würden somit diese Ebenen dorsalwärts konvergieren. Die Nieren sind am Hilus 0,3 cm voneinander entfernt. Beide Nieren sind annähernd bohnenförmig.

An der linken Niere ist am kranialen Ende eine laterale, deutlich ausgebildete Kante zu sehen. Im übrigen sind Kanten oder Einbuchtungen an den Nieren nicht vorhanden. Ihr Querschnitt am Hilus ist rundlich. Der Hilus ist etwa in der Mitte der Längsausdehnung jeder Niere, und zwar mehr nach der Dorsalseite zu, gelegen. Er besitzt die Gestalt eines Kartenherzens, dessen Länge etwa 0,1 cm beträgt. Die größte Länge der rechten Niere beträgt 0,7 cm, ihre Breite am Hilus  $4\frac{1}{2}$  mm, ihre größte dorso-ventrale Dicke 0,4 cm. Für die linke Niere sind die bezüglichen Maße dieselben. Das Innere der Nieren zeigt nur eine Papille.

Ferner untersuchte ich einen männlichen Embryo von *Hyrax syriacus* von 4,8 cm Rückenlänge (Fig. 7). Betreffs der Lage der Nieren in Beziehung zu ihrer Umgebung fand ich folgendes. Der kraniale Rand der rechten Niere erreicht die viertletzte Rippe, der der linken Niere nur die drittletzte. Die rechte Niere liegt also auch in diesem Stadium etwas weiter kranialwärts als die linke. Die Hauptlängsrichtungen der Nieren divergieren etwas distalwärts. Ihre Entfernung am Nierenhilus beträgt  $1\frac{1}{2}$  mm. Die Gestalt jeder Niere ist etwa die einer Bohne. Die Fläche, mit der die Nieren aufliegen, ist leicht abgeplattet. Außer dem Hilus sind Einbuchtungen an der Niere nicht sichtbar, ebenso fehlen Kanten. Der Hilus weist dieselbe Lagerung, Gestalt und Größe auf wie in dem älteren Stadium. Die Länge der linken

Niere beträgt 0,5 cm, die der rechten Niere  $4\frac{1}{2}$  mm. Die Breite am Hilus und die dorso-ventrale Dicke ist mit  $2\frac{1}{2}$  mm für jede Niere dieselbe. Auf Mikrotomlängsschnitten zeigt die rechte Niere eine Rindensubstanz von  $\frac{1}{2}$  mm Dicke, während die Marksubstanz etwa  $\frac{3}{4}$  mm stark ist. In das weite Nierenbecken münden 4 Nierenpapillen.

### Nebennieren.

Bezüglich der Nebennieren des Embryos von 15,4 cm Länge ergibt meine Untersuchung folgendes. Die linke Nebenniere lagert als kommaähnliches Gebilde am proximalen Ende des medialen Randes der Ventralfläche der Niere. Mit ihrem kranialen Ende ragt die Nebenniere etwa  $\frac{1}{2}$  mm über das der Niere hinaus. Die Spitze weist proximalwärts, das dickere Ende distalwärts. Die Nebenniere hat eine noch ventral zu liegende konvexe Fläche und eine der Niere sich anschmiegende konkave Fläche. Die Spitze ist dorso-medialwärts abgebogen. Die Länge beträgt 0,4 cm, die Breite am dickeren Ende  $1\frac{1}{2}$  mm. Die rechte Nebenniere fehlte an meinem Präparat.

Bezüglich des Situs und des Baues der Nebennieren des Embryos von 10,7 cm Länge führe ich folgende Ergebnisse an. Die linke Nebenniere lagert als wurstförmiges Gebilde am kranialen Ende der Niere, und zwar dort, wo die ventrale Fläche zur medialen umbiegt. Die konvexe Seite der Nebenniere ist ventral- und lateralwärts gerichtet. Die Fläche, mit der die Nebenniere aufliegt, also die dorsalwärts gelegene, ist ein wenig konkav, während die ventrale gewölbt ist. Die gerade Länge der linken Nebenniere beträgt  $2\frac{1}{2}$  m. Die distale Hälfte der Nebenniere ist mit 0,1 cm etwas breiter als die proximale. Auf Mikrotomschnitten sieht man an der Nebenniere eine aus mehrschichtigem Plattenepithel bestehende Kapsel, die sie fest umkleidet. Ferner läßt sich eine Rinden- und eine Marksubstanz unterscheiden. Die Rindensubstanz macht etwa  $\frac{1}{4}$  des Querdurchmessers aus. Die Marksubstanz besteht, auf dem Längsschnitt gesehen, aus polygonalen Zellenhaufen. In ihrem Inneren finden sich große Venendurchschnitte. Die rechte Nebenniere lagert als mehr halbmondförmiges Gebilde medial am kranialen Ende der Niere. Der konvexe Rand ist medial- und kranialwärts gerichtet. Es lassen sich an der rechten Nebenniere 3 Flächen unterscheiden, eine

dorsale, eine ventrale und eine laterale. An dem Rande, der von der lateralen und der dorsalen Fläche gebildet wird, sieht man in der Mitte eine Einbuchtung, die dem Nierenhilus ähnlich sieht. Die gerade Länge der Nebenniere beträgt 0,2 cm, ihre Breite in der Mitte  $1\frac{1}{2}$  mm, ihre größte dorso-ventrale Dicke 0,1 cm. Beide Nebennieren sind durch bindegewebige Membranen mit der Niere verbunden.

---

Betreffs der Nebennieren des Embryos von 4,8 cm Länge kam ich zu folgenden Untersuchungsergebnissen. Die Lage der Nebennieren weicht von der bei dem älteren Embryo nicht ab. Die linke Nebenniere ist etwa wurstförmig. Ihre gerade Länge beträgt 0,2 cm, ihre dorso-ventrale Breite 0,1 cm. Die rechte Nebenniere hat annähernd die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, deren Spitze proximalwärts weist. Ihre Länge beträgt  $1\frac{1}{2}$  mm, ihre Breite an der Einbuchtung 0,1 cm.

#### Ureteren.

Die Ureteren des Embryos von 15,4 cm Länge erreichen die Harnblase in der Gegend des 1. Kreuzbeinwirbels und schlagen von den Nieren aus zunächst eine schräg medialwärts weisende Richtung ein, dann biegen sie allmählich lateralwärts ab, bis sie schließlich in einem lateralwärts gelagerten Bogen an der Harnblase inserieren. Der Querschnitt jedes Ureters ist rund. Die direkte Länge des rechten Ureters beträgt 1,6 cm, die des linken 1,4 cm.

---

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge führte die Untersuchung über die Ureteren zu folgenden Ergebnissen. Sie ziehen im allgemeinen parallel der Wirbelsäule zur Harnblase hinab und erreichen auf der Höhe des kranialen Randes des 8. Lendenwirbels die Blase. Sie kreuzen die Vasa deferentia in der Gegend des 7. Lendenwirbels. Etwa 0,2 cm vom Hilus an beginnen sie allmählich etwas ventralwärts anzusteigen. Die Ureteren verlaufen nicht gerade; so schmiegt sich der rechte Ureter etwa bis zum kaudalen Rande der Niere an diese an, dann biegt er unter Bildung eines Kniees mehr nach der Medianlinie zu ab und läuft ihr parallel bis in die Nähe der Harnblase. Darauf wendet er sich lateralwärts, umfaßt wie ein Haken das Vas deferens von unten und tritt von der Dorso-lateralseite her an den Scheitelteil der Harnblase. Sein runder Querschnitt beträgt in seiner



ganzen Länge wie der des linken etwa  $\frac{3}{4}$  mm. Der rechte Ureter mißt in gerader Länge vom Nierenhilus bis zur Insertion an der Harnblase  $9\frac{1}{2}$  mm. Der linke Ureter hat einen Verlauf, welcher dem des rechten entspricht; es fehlt nur die knieförmige Umbiegung in der Nähe des kaudalen Nierenrandes. Seine gerade Länge beträgt  $8\frac{1}{2}$  mm.

Die Ureteren des Embryos von 4,8 cm Länge verlaufen nicht parallel der Wirbelsäule, sondern divergieren etwas distalwärts. Sie erreichen in der Gegend des 7. Lendenwirbels die Harnblase. Ein Unterschied zum älteren Stadium liegt darin, daß hier die Ureteren gerade verlaufen, daß also eine knieförmige Biegung fehlt. Die Lagerung der Ureteren zum Vas deferens nahe ihrer Insertion an der Harnblase ist entsprechend der im älteren Stadium. Die Ansatzstellen der Ureteren befinden sich gleichfalls an der Dorsalwand des Scheitelteiles der Blase. Der rechte Ureter mißt in der Länge 0,6 cm, der linke  $5\frac{1}{2}$  mm.

#### Harnblase.

Ueber die Harnblase des Embryos von 15,4 cm Länge ist zu bemerken, daß ihr äußerstes kraniales Ende vom proximalen Rande der Symphyse 0,9 cm entfernt ist, und daß sie ganz in der Bauchhöhle liegt. Die Harnblase hat, von der Seite gesehen, etwa die Gestalt eines gleichschenkligen Dreieckes, dessen Basis durch den Ansatz des Urachus und den der Blase an der Harnröhre bestimmt ist. Die Spitze des Dreieckes ist das proximale Ende des Scheitelteiles der Blase. Jeder der gleichen Schenkel ist etwas länger als die Basis. Das Centrum verticis liegt somit etwas unter der Mitte der Vorderwand der Blase. Die Uretereninserktionen befinden sich etwa 0,1 cm vom proximalen Ende des dorsal gelegenen Schenkels. Sie sind voneinander nur 0,3 cm entfernt. Die Länge der Blase vom proximalen Rande des Scheitelendes bis zum Ansatz der Urethra beträgt 0,8 cm, ihre größte Breite von rechts nach links  $5\frac{1}{2}$  mm, ihr dorso-ventraler Durchmesser vom Ansatz des Urachus bis zum dorsal gegenüberliegenden Punkte 0,7 cm. Im Inneren der Blase sieht man die Ureterenmündungen, die etwa  $1\frac{1}{4}$  mm weit auseinanderliegen, von proximal her von einer Falte überdacht. Zu beiden Seiten gehen von jeder Mündung aus 2 kurze Längsfältchen distalwärts. Außerdem strahlen vom Scheitelende mehrere Fältchen auf die Blasenwände aus. Auch an das Orificium vesicae treten strahlenartig mehrere Falten.

Ein Trigonum vesicae ist nicht zu bemerken. Die dorsale Wand der Blase liegt dem Uterus auf und ist durch bindegewebige Membranen mit ihm verbunden.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge ist das kraniale äußerste Ende der Blase von der Symphyse 0,8 cm entfernt. Die Harnblase ist auch bei diesem Embryo ganz in der Bauchhöhle gelegen. Die Form der Harnblase läßt sich folgendermaßen veranschaulichen. Die Blase stellt, von der Seite gesehen, im Umriß ein annähernd rechtwinkliges Dreieck dar. Eine Kathete ist begrenzt durch das Scheitelende der Blase und den Ansatz des Urachus. Die zweite Kathete ist bestimmt durch den Ansatz des Urachus und den der Blase an der Harnröhre. Sie ist etwa ebenso lang wie die erste. Die Hypotenuse verbindet das Scheitelende der Blase und ihren Ansatz an der Urethra. Danach muß der Urachus etwa mitten auf der Vorderwand der Blase liegen, und dort ist das Centrum verticis zu suchen. Die Größenverhältnisse an der Blase sind folgende. Sie weist, an der Hypotenuse gemessen, eine gerade Länge von  $5\frac{1}{2}$  mm auf. Ihre größte Breite von rechts nach links und ihr größter dorso-ventraler Durchmesser liegen beide in der Ebene, die man durch den Urachus senkrecht zur Längsausdehnung der Blase legt. Die größte Breite beträgt 0,4 cm, ebensoviel der größte, dorso-ventrale Durchmesser. Die Uretereninsertionen liegen in der Hypotenuse, und zwar an der Grenze ihres kranialen 1. und 2. Viertels; sie sind außen an der Blase  $2\frac{1}{2}$  mm voneinander entfernt, kommen also seitlich an den Scheitelteil der dorsalen Blasenwand zu liegen. Die Arteriae umbilicales ziehen an den Seitenwänden der Blase und kaudal von den Uretereninsertionen; sie sind in reichliche Fettmassen eingehüllt. Das Aussehen des Blaseninneren entspricht dem des älteren Stadiums, nur sind bei dem jüngeren Embryo die Ureterenmündungen  $1\frac{1}{2}$  mm voneinander entfernt.

Die Harnblase des Embryos von 4,8 cm Länge reicht kranial bis zum proximalen Ende des 7. Lendenwirbels, das kraniale Ende der Blase ist von der Symphyse 0,4 cm entfernt. Die Blase liegt wiederum ganz in der Bauchhöhle. Die Gestalt der Blase ist im Umriß die einer Birne. Das nach dem Stiel sich verjüngende Ende ist durch den Teil der Blase dargestellt, der, länglich ausgezogen, in den Urachus übergeht. Dem Kelchrest der Birne entspricht der Lage nach an der Blase der äußerste Punkt am proxi-

malen Ende. Denkt man sich von diesem Punkte bis zum Beginn des Urachus eine gerade Linie gezogen und in deren Mitte eine Senkrechte errichtet, so setzt die Harnröhre etwa dort an, wo die Senkrechte den dorsalen Rand der Birnenform schneidet. Die Ureteren inserieren nahe am Rande des dorsal-proximalwärts gelegenen Abschnittes. Die Insertionsstellen sind  $2\frac{1}{4}$  mm voneinander und  $2\frac{1}{2}$  mm vom Orificium vesicae entfernt. Das Centrum verticis liegt also in diesem Stadium nicht in der Mitte der ventralen Wand der Blase, sondern bedeutend weiter distalwärts. Die Länge der Blase vom proximalen Ende bis zum Ansatz der Bauchdecken an der Nabelschnur beträgt 0,5 cm, bis zum Ansatz der Blase an der Harnröhre 0,3 cm. Die dorso-ventrale Breite am Ansatz der Urethra ist knapp 0,3 cm. Die größte Breite von rechts nach links mißt  $2\frac{1}{2}$  mm. Die Arteriae umbilicales verlaufen in den Seitenwänden der Blase und distal an den Uretereninsertionen vorüber. Betreffs des Blaseninneren ist nur als abweichend zu bemerken, daß die Ureterenmündungen 0,1 cm voneinander entfernt sind.

### Urethra.

Die Urethra des weiblichen Embryos von 15,4 cm Länge ragt auf  $1\frac{1}{2}$  mm in die Bauchhöhle. Sie ist ein Kanal von 0,4 cm Länge und durchschnittlich  $1\frac{1}{2}$  mm Breite, dorso-ventral abgeplattet und weist im Inneren 7 deutliche Längsfalten auf.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge liegen 0,3 cm der Urethra kranialwärts von der Symphyse. Sie stellt einen Kanal von 0,1 cm Durchmesser und etwa 0,4 cm Länge dar. Im Inneren weist die Urethra etwa 6 Längsfalten auf.

Die Urethra des Embryos von 4,8 cm Länge liegt auf eine Strecke von 0,1 cm proximalwärts von der Symphyse. Sie weist einen Durchmesser von knapp  $\frac{1}{2}$  mm auf. Die Länge der Urethra vom Orificium vesicae bis zur Einmündung der Samenwege beträgt  $1\frac{1}{8}$  mm. Im Inneren der Urethra finden sich Längsfältchen.

### Zusammenfassung.

Die Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über den Harnapparat der erwachsenen Tiere und der Embryonen ergibt Folgendes. Was den Situs der Nieren betrifft, so fand ich bei allen untersuchten Exemplaren die rechte weiter kranialwärts

gelegen als die linke. Die Nieren divergieren distalwärts und sind beide so um ihre Längsachse gedreht, daß der Hilus dorsalwärts zu liegen kommt. In Bezug auf die Größe fand ich die rechte Niere etwas länger als linke. Die Gestalt jeder Niere ist beim erwachsenen Tier nicht dieselbe, doch entsteht sowohl die Mandelkernform der rechten als auch die Halbmondform der linken Niere aus der Bohnenform, die alle 3 Embryonen zeigen. Die Oberfläche ist glatt, Kanten und Flächen an den Nieren treten schon verhältnismäßig früh auf; nur die Nieren des kleinsten Embryo sind frei davon. Ebenso ist die nach dem Hilus hin ziehende Längsfurche auf der Dorsalfläche schon bei dem mittleren Embryo angelegt, also eine verhältnismäßig frühe Erwerbung. Dasselbe gilt von der Gestalt des Hilus, die bei allen untersuchten Exemplaren einem Kartenherzen ähnelt. Die steile Stellung seiner Wände ist erst in späten Entwicklungsstadien zu finden. Der Hilus liegt mehr nach der Dorsalfläche zu in der Medialfläche und erst beim erwachsenen Tier in deren distaler Hälfte, während er bei den Embryonen in ihrer Mitte gelegen ist. Die Rindenschicht der Niere ist etwas schmaler als die Markschiicht und beträgt etwa  $\frac{1}{6}$  der Nierenlänge. Hyrax weist nur eine Nierenwarze auf, die aus 4 Nierenpapillen entsteht. Den Nieren sind die Nebennieren dicht angelagert. Jede von ihnen liegt am proximalen Ende der Niere, und zwar dort, wo die ventrale Fläche der Niere zur medialen umbiegt. Die Gestalt der rechten Nebenniere ist etwa die einer dreiseitigen Pyramide, deren Spitze proximalwärts weist. Die linke Nebenniere ist etwa wurstförmig und mit ihrer konkaven Seite dorsalwärts gewendet. Die Länge der Nebenniere macht etwa  $\frac{1}{3}$  der Nierenlänge aus. Auf dem Längsdurchschnitt zeigt die Nebenniere eine Kapsel, die sie fest umkleidet. Es läßt sich eine Rinden- und eine Marksubstanz unterscheiden. Die Rindensubstanz macht etwa  $\frac{1}{4}$  des Querdurchmessers aus. Die Marksubstanz ist aus polygonalen Zellenhaufen aufgebaut und weist zahlreiche Venendurchschnitte auf. Die Ureteren verlaufen im allgemeinen der Wirbelsäule parallel, nur bei dem kleinsten Embryo divergieren sie nach distal zu. Einzelnen betrachtet, wendet sich jeder Ureter bei den Embryonen vom kaudalen Rande der Niere aus medialwärts, dann lateralwärts, umfaßt schließlich hakenartig das Vas deferens von unten her und tritt, sich wieder medialwärts wendend, an die Harnblase. Bei dem erwachsenen Tier hingegen verlaufen die Ureteren in gerader Richtung. Bei dem ältesten Embryo erreichen sie die Blase in



der Gegend des 1. Kreuzbeinwirbels, bei dem mittelgroßen am 8. Lendenwirbel, bei dem kleinsten in der Gegend des 7. Lendenwirbels. Die Uretereninsertionen liegen also in den älteren Stadien weiter nach dem Kreuzbein zu als in den jüngeren. Der rechte Ureter ist etwas länger als der linke. Der Querschnitt jedes Ureters ist rundlich, in der Mitte der Länge am kleinsten und bei den Embryonen im Verhältnis zum Ureterdurchmesser des erwachsenen Tieres mit  $\frac{3}{4}$  mm sehr groß. Die Gestalt des Lumens jeder Uretermündung ist etwa halbmondförmig. Die Mündungen liegen bei dem kleinsten Embryo auf warzigen Hervorragungen. Da die Uretereninsertionen an der Blase bei jedem Exemplar weiter voneinander entfernt sind als die Mündungen der Ureteren, so müssen die Ureteren distalwärts konvergierend in der Blasenwand verlaufen. Ueber die Lage der Uretereninsertionen und -mündungen soll bei den zusammenfassenden Angaben über die Harnblase Weiteres gesagt werden. Der Querschnitt des Ureters des erwachsenen Tieres weist 6—8 Längsfalten der Ureterwandung auf. Das mehrschichtige Schleimhautepithel ist in den oberen Lagen aus kubischen, in den tieferen aus spindelförmigen Zellen gebildet und macht etwa  $\frac{1}{4}$  der Wandung aus. Blutkapillaren sind in großer Menge vorhanden, dagegen fehlen Drüsen im Ureter. Eine stärkere Ringmuskelschicht und eine schwächere Längsmuskellage bilden die Muskelhaut, die den Ureter wie eine Scheide umgiebt. Schon aus der Lage der Uretereninsertionen kann man schließen, daß die Harnblase verhältnismäßig weit proximal liegen muß. Sie ist in der That bei allen untersuchten Exemplaren vollständig in der Bauchhöhle gelegen. Ihre Gestalt ist in den verschiedenen Stadien verschieden. Die Blase des erwachsenen Tieres ist birnenförmig. Die Gestalt der embryonalen Blase dagegen ist durch die Anwesenheit des Urachus mehr oder weniger dreieckig. Der Urachusrest, also das Centrum verticis, ist bei dem zweiten Tier zu finden. Dort befindet es sich dort, wo die Ligamenta vesico-umbilicalia lateralia auf der Vorderwand der Blase sich vereinigen, d. i. dort, wo mittleres und distales Drittel der Blase zusammentreffen. Bei den 2 älteren Embryonen setzt der Urachus etwa mitten auf der Vorderwand der Blase an, bei dem kleinsten Embryo aber ähnlich wie beim erwachsenen Tier distal von der Ebene, die die Blase in eine proximale und eine distale Hälfte teilen würde. Die Länge der Harnblase steht bei allen Stadien ungefähr im gleichen Verhältnis zur Körperlänge. Im Inneren der Blase bemerkte ich bei keinem Exemplar ein Trigonum vesicae.

Von Falten fand ich einige, die strahlenartig zum Orificium vesicae verlaufen. Die Ureterenmündungen sowohl wie die Uretereninsertionen an der Harnblase sind um so weiter voneinander entfernt, je jünger das Wachstumsstadium ist. Die Mündungen der Ureteren finden wir bei dem jüngsten Embryo mit 0,1 cm weit voneinander liegend, während bei dem größten Embryo diese Entfernung nur  $1\frac{1}{4}$  mm beträgt. Die Uretereninsertionen liegen proximal am Scheitelteil der Dorsalwand der Blase, und zwar ziemlich weit lateral, da die Ureteren von dorsal-lateral an sie herantreten. Im Zusammenhang mit der weit proximal befindlichen Lage der Harnblase steht die auffallende Länge der Urethra. Sie nimmt, je älter das Stadium ist, im Verhältnis zur Harnblasenlänge bedeutend zu und mißt beim erwachsenen männlichen Tier etwa  $\frac{2}{3}$ , beim Weibchen etwa die Hälfte der Harnblasenlänge. Auf Grund der vorerwähnten morphologischen Verhältnisse läßt sich folgendermaßen eine Erklärung dafür geben, daß die Uretereninsertionen bei Hyrax so ungewöhnlich weit proximal und voneinander entfernt liegen. Daraus nämlich, daß

1) die Uretereninsertionen in den jüngeren Stadien vom Kreuzbein aus weiter proximal liegen als in den älteren;

2) der Urachus, je jünger das Entwicklungsstadium ist, um so weiter distal an der Vorderwand der Blase inseriert;

3) die Uretereninsertionen bei den jüngeren Stadien gegenüber den älteren verhältnismäßig weit auseinanderliegen, geht hervor, daß bei Hyrax eine besonders nach dorsal-proximalwärts gerichtete, starke Entwicklung der Harnblase, und zwar vornehmlich in den jüngeren Stadien, stattgefunden hat. Dabei sind die Ureteren teilweise in die Wand der Blase einbezogen worden. Für die vorzugsweise nach dieser Richtung hin erfolgte Entwicklung der Blase spricht ferner die auffallende Länge der Urethra.

## b) Geschlechtsapparat.

### Hoden.

Die Hoden des Embryos von 10,7 cm Länge liegen in der Bauchhöhle an der dorsalen Körperwand. Sie sind auf ihrer Ventralseite reichlich von Fett bedeckt, das an der Membran ansetzt, welche die Hoden mit den Nieren verbindet. Die Hoden sind zu den Nieren so gelagert, daß ihr lateraler Rand als Fortsetzung des Bogens gedacht werden kann, den der laterale Rand

der Nieren bildet. Zum Unterschied von der Lage der Nieren ist die Lage der Hoden zu einander derart, daß sie distalwärts konvergieren. Die Entfernung der distalen Hodenenden voneinander beträgt 0,5 cm. Die Entfernung des medialen Randes jedes Hodens vom distalen Rande der Nieren ist 0,1 cm. Die Seite jedes Hodens, auf der der Nebenhoden liegt, liegt dorsal an der Körperwand. Jeder Hoden stellt ein Oval dar und ist dorso-ventral etwas abgeplattet, so daß sich eine laterale und eine mediale abgerundete Kante an ihm vorfinden. Die Länge des rechten Hodens vom proximalen bis zum distalen Ende beträgt 0,5 cm, seine größte Breite  $2\frac{1}{2}$  mm, seine größte Dicke 0,2 cm. Der Nebenhoden liegt als 0,1 cm breites Band auf dem Hoden am dorso-medialen Rande. Die entsprechenden Maße für den linken Hoden sind dieselben wie für den rechten. Der linke Nebenhoden ist dem rechten entsprechend gelagert. Seine Breite beträgt  $1\frac{1}{2}$  mm. Den inneren Bau des rechten Hodens untersuchte ich auf Mikrotomlängsschnitten. Ich fand das Corpus Highmori als Fortsetzung der Tunica albuginea deutlich ausgebildet. Die Hodenkanälchen sind am Rand des Hodens Tubuli contorti, werden dann zu Tubuli recti und setzen sich in das Rete testis fort. Lobuli testis sind nicht zu unterscheiden. Bezüglich der Lage der Hoden kann ich GEORGE nicht zustimmen, welcher meint, daß ihr Rand nach außen über den der Niere tritt. Angaben in der Litteratur über den inneren Bau des Hodens finde ich nirgends.

Die Hoden des Embryos von 4,8 cm Länge liegen an der dorsalen Körperwand und sind ventral von Fett fast gänzlich verdeckt. Die Lagerung der Hoden zu den Nieren weicht insofern von der des älteren Stadiums ab, als der laterale Rand ein wenig über den der Nieren hinausragt. Die Hauptlängsrichtungen der Hoden konvergieren nach distal zu. Die Nebenhodenseite liegt wiederum dorsal. Jeder Hoden stellt ein walzenförmiges Gebilde mit abgerundeten Enden von etwa 0,3 cm Länge und  $1\frac{1}{2}$  mm Durchmesser dar. Der Nebenhoden ist in diesem Stadium noch in Form der Urniere vorhanden und weist jederseits eine Größe auf, welche der des Hodens gleichkommt. Jeder Nebenhoden oder jede Urniere hat im Umriß etwa die Gestalt eines Mandelkernes und lagert am dorso-medialen Rande des Hodens, so daß die Spitze proximalwärts weist. Die Länge jedes Nebenhodens beträgt 0,3 cm, seine größte Breite 0,2 cm. Auf Mikrotomlängsschnitten ist die Umbildung eines Teiles der Urniere zum Nebenhoden sichtbar,



wobei der Urnierengang zum Samenleiter wird. Nahe dem proximalen Ende der Urniere trifft man den Querschnitt eines Ganges, der zunächst Verbindung mit der Urniere und dem Urnierengang hat und der wohl als Ductus aberrans des Urnierenganges aufzufassen ist. Für dieses Stadium kann ich PALLAS' und GEORGE'S Angabe, daß die lateralen Hodenränder nach außen von denen der Nieren liegen, bestätigen.

### Vasa deferentia und Receptacula seminis.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge liegen die Vasa deferentia von dort aus, wo sie die Ureteren kreuzen, zu beiden Seiten des Enddarmes. Die Vasa deferentia messen bis zum Beginn des Receptaculum seminis, der etwa am proximalen Rande der Samenblasen liegt, je 0,5 cm. Sie ziehen, von lateral her kommend, in der Nähe der Uretereninsertionen über die Harnleiter hinweg und schmiegen sich an deren medialer Wand dort an, wo sie an der Blase ansetzen. Da sich die Ureterenansätze lateral-dorsal an der Harnblase befinden, so sind die Vasa deferentia dem beschriebenen Verlauf nach auf die Dorsalwand der Blase gelegt und ziehen an ihr hinab. Nach distal zu nähern sie sich allmählich, so daß ihre Entfernung voneinander an den Receptacula seminis 0,1 cm beträgt. Eine feine Membran, die von der Blase herkommt, verbindet beide Vasa deferentia untereinander und mit der Dorsalwand der Harnblase. Der Durchmesser jedes Vas deferens beträgt nicht ganz  $\frac{1}{2}$  mm. Das Receptaculum seminis jeder Seite läßt sich als gesondertes Gebilde 0,2 cm weit verfolgen. Es erscheint makroskopisch als eine spindelförmige Auftreibung des Vas deferens, die in größter Breite etwas über  $\frac{1}{2}$  mm mißt. Von da ab bilden die Samenwege einen makroskopisch sichtbaren Strang von weiteren 0,2 cm Länge und 0,1 cm Breite. Der nun folgende Teil der Samenwege sowohl wie des gesamten Urogenitalsystems überhaupt ist in 15  $\mu$  dicke Mikrotomquerschnitte zerlegt worden und soll nach ihnen beschrieben werden. Auf diesen Schnitten erscheinen die Samenwege als kreisförmige, scharf begrenzte Figuren, die von hohen Cylinderzellen mit länglichen Kernen gebildet werden. Die Kreise liegen in der Nähe des Darmquerschnittes, also dorsalwärts und sind wie in einer Scheide in Muskelgewebe eingeschlossen. Sie rücken allmählich näher nach dem Lumen der Harnröhre und münden getrennt in die Harnröhre.



Bei dem Embryo von 4,8 cm Länge ziehen die Vasa deferentia gleichfalls an der Dorsalwand der Blase hinab. Ein Receptaculum seminis ist makroskopisch nicht unterscheidbar. Auch auf Mikrotomschnitten, die quer durch den distalen Teil des Urogenitalsystems gelegt wurden, ist eine Knäuelung der Vasa deferentia, wie sie beim erwachsenen Tier als Receptaculum seminis aufgefaßt wurde, nicht wahrzunehmen. Die Vasa deferentia ziehen, von Muskelmassen umgeben, gesondert zur Harnröhre.

### Samenblasen.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge reichen die Samenblasen 0,4 cm weit von der Symphyse aus in die Bauchhöhle. Die Samenblase lagert sich jederseits in die Furche, die vom Receptaculum seminis und der Urethra begrenzt wird. Sie stellt ein etwa keulenförmiges Gebilde mit buckeliger Oberfläche dar, dessen kolbige Seite proximalwärts liegt. Sie ist bis zu der Stelle, wo sie in Mikrotomschnitte zerlegt ist, jederseits  $3\frac{1}{2}$  mm lang. Am kolbigen Ende ist sie  $1\frac{1}{2}$  mm breit, am entgegengesetzten Ende mißt ihr Durchmesser etwa  $\frac{1}{2}$  mm. Auf den Mikrotomschnitten sind die Ausführungsgänge der Samenblasen als ovale Gebilde sichtbar. Sie liegen, entsprechend der makroskopisch erkennbaren Lage der Samenblasen, zwischen den Ausführungsgängen der Samenwege und dem Lumen der Urethra, und zwar etwas seitlich von beiden. Die Wandung der Ausführungsgänge der Samenblasen ist ebenfalls von hohen Cylinderzellen gebildet, ihr Lumen etwa doppelt so weit wie das der Ausführungsgänge der Receptacula seminis. Die Ausführungsgänge der Samenblasen sind gleichfalls in einer Art muskulöser Scheide geborgen. Sie nähern sich allmählich einander und dem Lumen der Urethra. Zugleich rücken von dorsal her die Lumina der Ausführungsgänge der Receptacula seminis nahe an die der Samenblasen heran. Schließlich vereinigt sich jederseits der Ausführungsgang der Samenblase mit dem des Receptaculum seminis, bevor dieser in die Harnröhre mündet.

In Bezug auf die Lage der Samenblasen schließe ich mich PALLAS an, der angiebt, daß sie ins Hypogastrium reichen.

Bei dem Embryo von 4,8 cm Länge sind die Samenblasen makroskopisch nicht erkennbar. Auf Mikrotomschnitten weisen die Samenblasen nur 3 kurze, gerade Aeste auf und münden in die Vasa deferentia, bevor diese die Harnröhre erreicht haben. Die Länge jeder Samenblase beträgt rund 0,1 cm.

### Prostata und Uterus masculinus.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge ragt die Prostata nur mit ihrer äußersten Spitze in die Bauchhöhle. Ich untersuchte makroskopisch ein Stück von  $1\frac{1}{2}$  mm Länge. Es erscheint als ein flaches, traubiges Gebilde. Auf den Schnitten stellt sich die Prostata jederseits in Form einer Anzahl Figuren von unbestimmter Gestalt dar. Die Figuren werden von Cylinderzellen mit großen runden Kernen gebildet. Verfolgt man sie weiter, so findet man, daß sie sich mitunter zu 2 oder 3 vereinigen und Querschnitte von Schläuchen sind, die mitunter zusammenlaufen und sich schließlich zu einem Ausführungsgang vereinigen. Dieser mündet jederseits als einzige Mündung der Prostata in den Urogenitalkanal. Die Prostata erscheint somit auf diesem Stadium als ein Gebilde, das aus verästelten Schläuchen besteht und zweiteilig ist. Ihre Länge beträgt etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge jeder Samenblase. An dieser Stelle soll nunmehr ein Organ beschrieben werden, das ich beim erwachsenen Tiere nicht fand und dessen in der Hyraxliteratur nirgends Erwähnung gethan wird: der Uterus masculinus. Es sind zunächst auf mehreren Schnitten 2 im Umriß kreisförmige Figuren sichtbar, die von hohen Cylinderzellen mit großen Kernen gebildet werden. Die Kreise vereinigen sich schließlich, so daß man nunmehr die Querschnitte eines seitlich zusammengedrückten Rohres vorfindet, das distal von der Prostata-mündung in den Urogenitalkanal mündet. Dieses Gebilde halte ich seiner Gesamtlage und seiner Ausmündung zwischen den Ausführungsgängen der Samenwege halber, sowie daraufhin, daß es unpaar ist, für den Uterus masculinus; die beiden Kreise deuten die Uterushörner an. Der Uterus masculinus ist bei dem Embryo  $\frac{4}{5}$  mm lang, also verhältnismäßig groß.

Bei dem Embryo von 4,8 cm Länge ist die Prostata makroskopisch nicht erkennbar. Auf Mikrotomschnitten stellt sie in diesem Stadium ein Gebilde aus mehreren Äesten dar, die sich jederseits zu einem Ausführungsgang vereinigen. Beide Ausführungsgänge münden getrennt distal von denen der Vasa deferentia. Die Länge der Prostata beträgt etwa  $\frac{3}{4}$  mm. Der Uterus masculinus ist bei diesem Embryo mit 2 Hörnern versehen, deren jedes medial von den Vasa deferentia liegt. Nachdem sich beide Hörner zum Uteruskörper vereinigt haben, mündet der Uterus masculinus in der Medianlinie einige Schritte hinter den Mündungen

der Vasa deferentia in die Harnröhre. Seine Länge beträgt rund  $1\frac{3}{4}$  mm.

### COWPER'sche Drüsen.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge fand ich die COWPER'schen Drüsen auf den Mikrotomschnitten. Man sieht zunächst eine Anzahl Figuren im Muskelgewebe von wechselnder Gestalt links und rechts vom Darm. Sie werden gebildet von Cylinderzellen mit länglichen, großen Kernen. Diese Figuren sind die Querschnitte blind endigender Röhren, die sich miteinander in unbestimmter Weise vereinigen. Ihr Lumen und ihre Länge schwankt. Hier sehen wir Drüsen vor uns, die in ihrer Form der Prostata ähneln. Sie liegen seitlich und dorsal vom Bulbus des Urogenitalkanales. Die Röhren vereinigen sich schließlich jederseits zu einem Ausführgang, der von der Ventralwand des Darmes bis ins Lumen des Urogenitalkanales reicht, also sehr lang ist. Die Einmündung in den Urogenitalkanal findet etwa  $\frac{1}{2}$  mm distal von der Prostataamündung statt. Die drüsigen Gebilde sind ihrer Lage nach nur die COWPER'schen Drüsen. Sie sind etwa  $\frac{1}{2}$  mm lang. Die Gestalt der COWPER'schen Drüsen ist meiner Ansicht nach von keinem der vorgenannten Autoren beim erwachsenen Tier hinreichend gekennzeichnet worden. OWEN's Angabe, daß die COWPER'schen Drüsen lange Ausführgänge haben, stimme ich bei. Betreffs der Lage der COWPER'schen Drüsen weicht mein Befund von der Zeichnung OUDEMANS' ab.

---

Bei dem Embryo von 4,8 cm Länge sind die COWPER'schen Drüsen verästelte Organe mit je einem langen Ausführgang, der distal von dem jeder Prostatahälfte liegt. Sie sind sehr klein: ihre Länge beträgt etwa  $\frac{1}{5}$  mm.

### Bulbus und Ausmündungen.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge sind die Lagebeziehungen der Mündungen der accessorischen Geschlechtsdrüsen, der Samenwege und des Uterus masculinus zum Bulbus des Urogenitalkanales folgende. Die Mündungen der Samenwege, die ja, wie gesagt, zugleich die der Samenblasen sind, liegen auf einer Erhöhung, die aus einer medianen Längsfalte entsteht. Die Erhöhung stellt einen von dorsal her ins Lumen der Harnröhre hineinragenden, langgestreckten Buckel dar, auf dessen Kamm die Mündungen dicht

nebeneinander, doch getrennt liegen. Etwa 5 Schnitte vorher ist eine erhebliche Zunahme des dorsal von dem Lumen der Urethra liegenden Muskelgewebes zu bemerken, die als der Beginn des Bulbus anzusehen ist. Die Samenwege münden etwa dort, wo der Bulbus des Urogenitalkanales gerade seine volle Höhe erreicht hat. Die Endigungen der Ausführgänge der Prostata und des Uterus masculinus liegen demgemäß ebenfalls im Bulbus. Die Ausführgänge und die Mündungen der COWPER'schen Drüsen liegen etwa am Ende des Bulbus. Nach diesen Untersuchungsergebnissen kann ich die Beschreibung OUDEMANS' vom Verumontanum bestätigen. Die beiden Falten dagegen, die OUDEMANS mit den verstellbaren Schirmen an den Laternen vergleicht, fand ich nicht.

Bei dem Embryo von 4,8 cm Länge ist ein Bulbus des Urogenitalkanales noch nicht ausgebildet.

### Penis.

Bei dem Embryo von 10,7 cm Länge steigt der Penis distal von der Symphyse an schräg ventralwärts von der Dorsalseite her auf und weist, soweit er von der äußeren Haut bedeckt ist, schräg nach hinten und unten. Der Penis hat also von der Einmündungsstelle der Vasa deferentia bis zu seinem distalen Ende etwa die Gestalt eines S. Die Entfernung von der distalen Mündung des Urogenitalkanales bis zum After beträgt 0,4 cm. Bei der Beschreibung des Baues des Penis beginne ich mit der Beschreibung der Schwellkörper. Die Crura penis verlaufen von dorsal nach ventral zu und vereinigen sich nach 15 Schnitten zu einem Schwellkörper, der im Querschnitt die Gestalt eines Hufeisens hat und die um den Urogenitalkanal liegende Muskelmasse umgiebt.

Schließlich ist statt des kavernösen Gewebes dieses Schwellkörpers nur eine im Querschnitt halbmondförmige Muskelmasse sichtbar. Dort etwa beginnt die Eichel. Das Corpus cavernosum urogenitale beginnt etwa dort, wo sich die Crura vereinigt haben, und zwar dorsal vom Lumen des Urogenitalkanales. Während die Corpora cavernosa penis an Größe abnehmen, wächst das Corpus cavernosum urogenitale. Zunächst hat es im Querschnitt die Form eines Papierdrachens, in dessen Mitte das Lumen des Urogenitalkanales liegt. Allmählich geht es dann in die Kreisform über. Dort, wo statt der Corpora cavernosa penis nur noch eine halb-



mondförmige Muskelmasse vorhanden ist, sieht man ventral von dieser große Kavernen, die der Eichel angehören. In der Medianlinie verläuft auf dem „Rücken“ des Penis ein Muskelstrang, der etwa auf dem Niveau des distalen Bulbusendes in der äußeren Haut mit 2 Schenkeln beginnt und nahe am distalen Ende der Eichel in jene halbmondförmige Muskelmasse übergeht, welche die Corpora cavernosa penis fortsetzt. Das Lumen des Urogenitalkanales verändert die Form in seinem Verlaufe wiederholt. Am Beginn des Bulbus stellt das Lumen im Querschnitt etwa einen Viertelmond dar, dessen Hörner dorsalwärts weisen. Nach mehreren Schnitten sendet das Lumen dorsalwärts in der Medianlinie eine kanalartige Erweiterung, von der lateral-dorsalwärts 2 gebogene Ausläufer ausgehen. Sie bilden beide zusammen im Querschnitt wiederum einen kleinen Viertelmond, dessen Hörner dorsalwärts gerichtet sind. Dieser zweite Viertelmond vergrößert sich zusehends auf Kosten des ersten und bildet schließlich allein das Lumen. Etwa dort, wo die COWPER'schen Drüsen münden, hat sich dieser Viertelmond zu einem queren, rechteckigen Spalt umgestaltet. Dann wird der gerade Spalt allmählich schmaler, seitlich zusammengedrückt und zu einem mehr dorso-ventral liegenden Spalt ausgezogen. Weiterhin nimmt das Lumen noch die Form eines Hutpilzes und darauf die Sternform an. Diese tritt etwa dort auf, wo die Corpora cavernosa penis enden. Die Sternform verändert sich schließlich derart, daß das Lumen an der freien Oberfläche der Eichel dreistrahlig ist. In den Urogenitalkanal münden eine Anzahl kleiner Urethraldrüsen. GEORGE's Angabe, daß der Penis nach hinten und unten gebogen sei, schließe ich mich an.

— — — — —

Bei dem Embryo von 4,8 cm Länge steigt der Penis von der Symphyse aus etwas schräg ventralwärts auf und weist, soweit ihn die äußere Haut bedeckt, ventral-distalwärts. Auch in diesem Stadium ist seine Gestalt S-förmig. Die Entfernung der Urethramündung vom After ist  $1\frac{1}{4}$  mm. Der Penis weist wiederum 2 mächtige Corpora cavernosa penis auf, als 2 breite, in der Medianlinie vereinigte Blätter, die ventral und seitlich vom Lumen des Urogenitalkanales gelegen sind. Das Corpus cavernosum urogenitale entspricht in Form und Lage dem des älteren Stadiums und bildet in derselben Weise die Eichel. Auch der für das ältere Stadium beschriebene Muskelstrang längs des Penisrückens ist bei diesem Embryo ausgebildet. Das Lumen des

Urogenitalkanales ist schließlich ein medialer, dorso-ventraler Spalt und liegt dorsal an der Penisspitze.

### Ovarien und Tuben.

Die Ovarien des Embryos von *Dendrohyrax* von 15,4 cm Länge liegen in der Gegend des 5. Lendenwirbels. Das rechte Ovar stellt ein glattes, bohnenförmiges Gebilde mit hilusartiger Einbuchtung am medialen Rande von  $4\frac{1}{2}$  mm Länge und 0,3 cm Breite dar. Es ist ähnlich gelagert wie die Niere. Die Entfernung von der hilusartigen Einbuchtung bis dahin, wo das vom Uterus kommende rechte Uterushorn ventralwärts umbiegt, beträgt 0,3 cm. Das linke Ovar entspricht in Gestalt und Lagerung dem rechten. Seine Länge ist  $4\frac{1}{2}$  mm, seine Breite am hilusartigen Einschnitt 0,3 cm. Die Entfernung von dort bis zur proximalen Umbiegungsstelle des linken Uterushornes beträgt 0,4 cm. Das linke Ovar und das Tubenende wurden auf Mikrotomschnitten untersucht. An das rechte Ovar tritt die rechte Tuba Fallopii medial in der Nähe der hilusartigen Einbuchtung heran. Von ihrem Ostium aus steigt sie  $1\frac{1}{2}$  mm proximalwärts über den kranialen Rand des Ovars. Dann zieht sie auf seiner dorsalen Fläche vom lateralen nach dem medialen Rande hinüber und steigt schließlich zu dem Uterushorn ventralwärts auf. Am Uterushorn beträgt ihr Durchmesser etwa  $\frac{1}{2}$  mm. Die Tube verläuft mäandrisch. In gestrecktem Zustande ist sie etwa 1,5 cm lang und von der Eileiterfalte eingeschlossen, die als Fortsetzung des Ligamentum latum dem Verlaufe des eileitenden Apparates folgt. Die linke Tube entspricht in ihrem Verlaufe und in ihrer Lagerung zum Ovar der der anderen Seite. Ihre Länge in gestrecktem Zustande ist etwa 1,8 cm. Mikrotomschnitte durch das rechte Ovar und das Tubenende ergeben Folgendes. Die hilusartige Einbuchtung am Ovar ist die Stelle, wo zahlreiche Gefäße eintreten. Rindenschicht und Marksicht sind deutlich gegeneinander abgesetzt. Die Rindenschicht ist knapp  $\frac{1}{2}$  mm dick und enthält eine große Anzahl Eifollikel. In den meisten ist die Vesicula germinativa zu erkennen. In der Marksubstanz liegen zahlreiche Gefäßlumina. Das Tubenende weist einen stark gefranzten Rand und ein ovales Lumen auf, dessen Längsdurchmesser  $1\frac{1}{2}$  mm beträgt. Ein Nebeneierstock ist nicht vorhanden. Die Tube zeigt innen zahlreiche Längsfalten. BRANDT, der in einem lappenähnlichen Anhang am Ovarium einen Nebeneierstock vermutet, kann

ich nicht beistimmen. Eine sackartige Tasche, die nach BRANDT sich aufblasen läßt, fand ich nicht bei meinem Exemplar. KAULLA's Befund, daß die Oberfläche des embryonalen Ovars glatt ist, kann ich bestätigen.

### Uterus.

Der Uterus des Embryos von *Dendrohyrax* ist ein Uterus bicornis. Die Uterushörner stellen gekrümmte Gebilde dar. Ihre äußersten kranialen Ränder reichen bis zum 5. Lendenwirbel. Die Hörner verlaufen von dorsal, vom Tubenansatz her, ventralwärts im Bogen nach medial-kranial, biegen dann wieder nach dorsal-medial distalwärts um und vereinigen sich. Die Länge des rechten Uterushornes, an der konvexen Außenseite gemessen, bis zur äußeren Vereinigungsstelle beträgt 1 cm, die Länge des linken 0,9 cm. Der Durchmesser der Uterushörner in der Mitte und an ihrer Vereinigungsstelle beträgt etwa  $1\frac{1}{2}$  mm. Das starke Ligamentum latum ist zwischen den medial-ventralwärts gerichteten Flächen der Uterushörner und der ventralen Wand des Uteruskörpers ausgespannt. Sein proximaler Rand reicht bis zu den proximalen Rändern der Uterushörner. In seinem distalen Teil bildet es einige Taschen. Um die genaue distale Grenze des Uteruskörpers festzustellen, wird der Uterus dorsal in der Medianlinie gespalten. Es zeigt sich, daß der Uteruskörper von der Vereinigungsstelle der Hörner bis zum Muttermund 0,7 cm lang ist. Seine Breite an der Vereinigungsstelle der Hörner beträgt 0,2 cm, in der Mitte seiner Längsausdehnung  $1\frac{3}{4}$  mm, am Orificium uteri  $2\frac{1}{2}$  mm. Der Querschnitt des Uterus ist ungefähr kreisförmig. Auf der Außenseite machen sich einige sanfte Einschnürungen, die quer verlaufen, bemerkbar. Im Inneren weisen die Uterushörner keinerlei Faltung auf. Im Uteruskörper dagegen sieht man bis 0,1 cm breite und hohe Querfalten, die als kurze Kämme derartig gelagert sind, daß einige zwischen je 2 Falten der gegenüberliegenden Wand eingreifen. Der Muttermund ist folgendermaßen gebildet. Von der ventralen Uteruswand geht eine Falte aus, die nach dem Lumen des Uterus zu mit Uterusfalten versehen ist. Sie ist etwa 0,1 cm lang und springt distalwärts so ins Lumen ein, daß ventral von ihr eine Nische entsteht, die der Vagina angehört. Mit der ihr dorsal gegenüberliegenden Uteruswand bildet die Falte den Muttermund. In Bezug auf die Längenverhältnisse zwischen Uterus und Tuben fand ich



im Gegensatz zu BRANDT und GEORGE den Uteruskörper kürzer als jedes Horn. Die Beschaffenheit des Muttermundes ist meiner Ansicht nach von BRANDT und GEORGE nicht genau genug beschrieben worden.

### Vagina und Vulva.

Bei dem Embryo von *Dendrohyrax* ist die Vagina vom Muttermund bis zum Hymen 0,9 cm lang. Am proximalen Ende bildet sie 2 seitliche, divertikelartige Taschen, die etwa in der Gegend des Muttermundes liegen. Daher ist die Vagina an dieser Stelle mit 0,5 cm am breitesten. Diese Taschen sind von der Symphyse 0,6 cm entfernt. Die Vagina weist einen proximal gelegenen Abschnitt und einen distalen Abschnitt auf. Der proximale ist mit etwa  $1\frac{1}{2}$  mm breiten und ebenso hohen Querfalten versehen. Wo die Querfalten aufhören, beginnen Längsfalten. Auf der Ventralwand geht von dort aus, wo die Querfalten aufhören, eine etwa  $1\frac{1}{2}$  mm breite, bandförmige Erhebung aus. Sie löst sich am distalen Ende in Längsfalten auf, die an der spaltförmigen Mündung der Urethra zusammenlaufen. Diese Mündung liegt vom Muttermund etwa 0,8 cm entfernt. Dort beginnt also beim Weibchen der Sinus urogenitalis. Um zu untersuchen, ob ein Hymen beim Hyrax vorhanden ist, wurde das Urogenitalsystem etwa vom Beginn des Sinus urogenitalis an in Mikrotomlängsschnitte zerlegt. Ich fand ein Hymen als vollständige Scheidewand etwa  $1\frac{1}{4}$  mm distal von der Mündung der Urethra. In Bezug auf die Länge der Vagina und die Lage der Mündung der Urethra schließe ich mich GEORGE an. In der Beschaffenheit des Hymens weicht mein Befund insofern von dem CUVIER's ab, als ich dasselbe nicht als Klappe, sondern als vollständige Scheidewand ausgebildet fand. Der distal vom Hymen liegende Teil des weiblichen Genitalsystems ist die Vulva. Sie ist vom Hymen bis zur Schamspalte etwa 0,4 cm lang. Die äußeren Genitalorgane weisen makroskopisch folgende Beschaffenheit auf. Der Damm ist unvollkommen entwickelt, da sich ein medialer Spalt von dem querliegenden Afterspalt nach dem Vestibulum vaginae hin zieht. Dieser mediale Spalt ist etwa 0,1 cm tief und führt über einen Wall hinweg, der den Damm bei Hyrax darstellt. Die Labia majora steigen von der Ventralseite her als Wälle, die nach den Enden des Afterspaltes hinziehen, sanft auf und sind etwa in der Gegend der Clitoris am deutlichsten ausgebildet. Sie verlieren sich dort, wo



die äußere Haut sich zu dem medialen Spalt einfaltet. Die Labia minora schließen als etwa 0,1 cm lange Gebilde den Introitus vaginae ein. Die Clitoris ragt von der ventralen Seite her mit einer knopfförmigen Glans ins Vestibulum vaginae. Die Glans clitoridis ist medial gespalten. Einen Wall, der Genitalien und After zusammen umschließt, fand ich nicht vor. Auf Mikrotomlängsschnitten fand ich, daß die Glans clitoridis an der Dorsalseite frei liegt. Ein Praeputium clitoridis als Lamelle, die beiderseits von den Labia minora kommt und schließlich in die äußere Haut übergeht, ist vorhanden. Ebenso ist ein Frenulum clitoridis als Lamelle ausgebildet, die von den Labia minora her sich an die Clitoris anheftet. Auf den Mikrotomschnitten fand ich stark verästelte Drüsen vor, die sich etwa seitlich der Urethralmündung ausbreiten und in die Vulva münden. Ich halte diese drüsigen Gebilde für die BARTHOLIN'schen Drüsen. Ferner fand ich zwei Gänge vor, von denen jeder am proximalen Ende der Vaginaldivertikel beginnt, in der Nische zwischen Vagina und Urethra längs distalwärts zieht und in die Vulva mündet. Diese Gänge sind ihrer Lage nach die GARTNER'schen Kanäle. 2 flügelartige Schenkel an der Clitoris, wie sie BRANDT beschreibt, fand ich nicht. Die Anwesenheit des Präputiums und des Frenulums clitoridis kann ich GEORGE bestätigen. In Bezug auf die BARTHOLIN'schen Drüsen und die GARTNER'schen Kanäle befinde ich mich im Gegensatz zu GEORGE.

### Zusammenfassung.

An die Beschreibung der Geschlechtsorgane schließen sich nunmehr die zusammenfassenden Angaben über den Geschlechtsapparat der erwachsenen Tiere und der Embryonen. Wie der Situs bei den Embryonen zeigt, liegen die Hoden an der dorsalen Körperwand. Die Lage der Hoden den Nieren gegenüber ist bei den beiden Embryonen verschieden. Während der laterale Hodenrand bei dem älteren Embryo als Fortsetzung des lateralen Nierenrandes zu denken ist, liegt er bei dem kleinsten Embryo lateral vom Nierenrande. Vom distalen Nierenende ist jeder Hoden etwa 0,1 cm entfernt. Die Hoden sind zu einander so gelagert, daß ihre Hauptlängsrichtungen distalwärts konvergieren. Die Gestalt jedes Hodens ist im Umriß etwa die eines Ovals. Bei dem erwachsenen Tier sind an jedem Hoden 3 Flächen zu unterscheiden, von denen 2 lateral eine schärfere Kante bilden.

Bei dem älteren Embryo sind 2 Kanten, eine laterale und eine mediale, infolge der dorso-ventralen Abplattung des Hodens ausgebildet. Die Ventralfläche jedes Hodens ist deutlich gewölbt. Der linke Hoden steht beim erwachsenen Tier an Länge etwas hinter dem rechten zurück, während bei den Embryonen beide Hoden gleich lang sind. Der rechte Nebenhoden des erwachsenen Tieres ist S-förmig, der linke hat die Form eines geraden Streifens. Jeder Nebenhoden ragt proximal und distal etwas über den Hodenrand hinaus und liegt als flaches Gebilde am medialen Rande der Dorsalfläche des Hodens. Der linke Nebenhoden ist etwas kürzer als der rechte. Bei dem kleinsten Embryo ist ein Ductus aberrans des Urnierenganges vorhanden. Hoden und Nebenhoden umkleidet eine gemeinsame Tunica albuginea. Der innere Bau des Hodens zeigt bei dem älteren Embryo das Corpus Highmori. Die Hodenkanälchen sind in der Nähe des Hodenrandes Tubuli contorti, nach der Mitte zu Tubuli recti und setzen sich schließlich in das Rete testis fort. Lobuli testis sind nicht zu unterscheiden. Jeder Nebenhoden setzt sich unmittelbar in den Samenleiter fort. Jeder Samenweg läßt sich in den mäandrisch gewundenen Samenleiter und in ein Receptaculum seminis sondern. Das Receptaculum seminis beginnt beim erwachsenen Tiere dort, wo die mäandrischen Windungen des Samenleiters in Käuelungen übergehen. Diese Stelle liegt 3,6 cm in direkter Entfernung vom distalen Ende des Samenweges. Jeden Samenleiter umhüllt eine feste Membran, die sich als bandförmiger Schlauch darstellt. Sie setzt sich in eine Umbüllung fort, die wie ein Sack die Receptacula seminis größtenteils gemeinsam umschließt. Die den Samenleiter umhüllende schlauchförmige Membran ist beim erwachsenen Tier etwa in der Mitte ihrer Längsausdehnung am schmalsten. Die linke Membran ist beim erwachsenen Hyrax um 1,8 cm länger als die rechte, während die Vasa deferentia beim Embryo gleich lang sind. Das Vas deferens zieht jederseits über den Harnleiter in der Nähe der Harnblase hinweg. Der zweite Abschnitt des Samenweges, das Receptaculum seminis des Hyrax, besteht in Knäueln von Schlingen, die der Samenleiter jederseits bildet, und ist mit dem der anderen Seite zusammen größtenteils in der hier sackartigen Membran eingeschlossen. Die Länge dieser Umbüllung, die bis zur Einmündung der Samenwege in die Harnröhre reicht, beträgt etwa 3 cm. Beim erwachsenen Tier sind an dem Receptaculum seminis jeder Seite drei Abteilungen zu unterscheiden, eine proximale, eine mittlere und eine distale.

Die Bezeichnung *Receptaculum seminis* ist gerechtfertigt aus folgenden Gründen.

1) Die Form des Gebildes ist geeignet zur Aufbewahrung von Spermatozoen.

2) Es wurden Spermatozoenköpfchen in bedeutender Anzahl, freilich nur in der mittleren Abteilung gefunden. Jedoch ist auch die proximale Abteilung geräumig genug, Spermien in erheblicher Menge zu beherbergen.

3) Es bestehen ähnliche Bildungen bei anderen Tieren, die als *Receptaculum seminis* angesprochen worden sind. (Weiteres s. im vergl.-anat. Teil.) Die Samenwege münden gesondert bei dem erwachsenen Tier und bei den Embryonen in die Harnröhre. Nur an dem älteren männlichen Embryo läßt sich ein *Receptaculum seminis* an jedem Samenwege unterscheiden, das etwa 0,3 cm lang ist. Eine Sonderung jedes *Receptaculum* in drei Abteilungen ist jedoch nicht zu bemerken. Bei den Embryonen fehlt die sackartige Umhüllung um die *Receptacula seminis*. An den *Receptacula seminis* liegen die Samenblasen und zwar zum Teil in der Furche, die von den *Receptacula seminis* und der Urethra begrenzt wird, zum Teil seitlich und etwas dorsal an der Harnblase. Ihr proximales Ende reicht etwa bis in die Gegend der Ureterinsertion hinauf. Ihre Länge beträgt beim erwachsenen Tier etwa 5 cm. Jede Samenblase wird von membranösem Gewebe zusammengehalten und weist in diesem unentwirrten Zustande lanzettförmige Gestalt auf.

In entwirrtem Zustande ist die Samenblase durch einen Hauptast dargestellt, von dem etwa 16—20 Nebenäste im ganzen abgehen, die wieder Seitenästchen tragen. Die Enden der größeren Äste sind in mäandrische Windungen gelegt. Die Samenblasen münden beim erwachsenen Hyrax getrennt von den Ausführungsgängen der *Vasa deferentia*. Im Inneren zeigen die Samenblasen tubulöse Drüsen und ein mehrschichtiges Epithel. Spermien wurden nicht gefunden. Im Gegensatz zum erwachsenen Tier vereinigen sich bei den Embryonen die Ausführungsgänge der Samenblasen noch mit denen der *Vasa deferentia*, bevor diese die Harnröhre erreichen. Da die Samenblasen beim erwachsenen Hyrax getrennt von den *Vasa deferentia* münden, können sie unmöglich als *Receptacula seminis* fungieren. Da dieselben Gebilde sich bei den Embryonen mit den Ausführungsgängen der *Vasa deferentia* vereinigen, so müssen sie die sogenannten Samenblasen sein und sind nicht, wie GEORGE meint, die Prostata. Die Prostata des er-



wachsenen Hyrax liegt distal am lateralen Rande der Samenblase und ist mit ihr durch membranöses Gewebe verbunden. Sie stellt jederseits in unentwirrtem Zustande ein spindelförmiges Gebilde dar. Löst man die ihre Teile verbindenden Membranen, so hat man ein Organ vor sich, das ungefähr einem Zweige ähnelt, an dem etwa 20 blattähnliche Teilchen ohne bestimmte Anordnung an kurzen Stielen sitzen. Die Prostata der Embryonen stellt ein verästeltes Gebilde dar. Jedes Teilchen der Prostata ist aus tubulösen Drüsen mit mehrschichtigem Epithel zusammengesetzt. Die Prostata weist jederseits eine Mündung auf. Nahe den Mündungen der Samenblasen, der Vasa deferentia und der Prostata liegt bei den Embryonen die des Uterus masculinus. Dieses Organ fand ich beim erwachsenen Tiere nicht, finde auch in der Litteratur nichts von ihm erwähnt. Indes wiesen ihn beide Embryonen auf. Er liegt vollständig zwischen den Ausführungsgängen der Vasa deferentia und mündet in der Medianlinie etwas distal von den Mündungen der Ausführungsgänge der Samenwege. Der Form nach stellt er ein unpaares Gebilde dar, das sich proximal in 2, nach rechts und links gabelförmig abgehende Hörner teilt. Während er bei dem kleineren Embryo  $1\frac{3}{4}$  mm lang ist, mißt er bei dem älteren nur  $\frac{4}{5}$  mm, ist also bei Hyrax ein Organ, das in der Größe seiner Ausbildung bedeutend schwankt. Bedeutend weiter distal von den Mündungen der eben besprochenen Organe öffnen sich die COWPER'schen Drüsen in den Urogenitalkanal. Sie waren an meinem teilweise verletzten Präparat des erwachsenen Tieres nicht mehr vorhanden. Bei den Embryonen stellt die COWPER'sche Drüse jeder Seite ein Gebilde dar, das aus verästelten Röhren besteht und mit einem langen Ausführungsgang in den Urogenitalkanal mündet. Es liegt größtenteils seitlich und dorsal vom Bulbus des Urogenitalkanales. Die COWPER'schen Drüsen sind bei den Embryonen sehr klein; sie messen bei dem älteren Embryo  $\frac{1}{2}$  mm an Länge. Die Mündungen der verschiedenen Organe liegen sämtlich im Bereich des mächtigen Bulbus des Urogenitalkanales. Er ist beim erwachsenen Tier ein im Umriss ovales Gebilde von 2 cm Länge und 1 cm Höhe. Seine starke Wandung bildet größtenteils der Musc. bulbo-cavernosus. 2 starke Pfeiler des Musc. ischio-cavernosus treten von der Lateralseite her an den Bulbus. Die Mündungen der accessorischen Geschlechtsdrüsen und der Samenwege liegen so zu einander, daß am weitesten proximal, etwa am Beginn des Bulbus die 2 Ausführöffnungen der Samenblasen, distal von ihnen die der Receptacula



seminis gelegen sind, während die der Prostata sich seitlich von diesen 4 Mündungen befinden. Die Mündungen der COWPER'schen Drüsen kommen, wie der ältere Embryo zeigt, etwa ans Ende des Bulbus zu liegen. Am distalen Ansatz des Bulbus beginnt der Penis. Er hat die Gestalt eines in die Länge gezogenen S und weist mit der Spitze nach hinten und unten. Der Querschnitt durch den Penis ist im allgemeinen halbkreisförmig, da dieser auf der Dorsalseite abgeplattet ist. Seine Länge beträgt beim erwachsenen Tier vom distalen Ansatz des Bulbus bis zur Spitze 2,5 cm, wovon auf die Eichel 1,1 cm kommen. Am distalen Ende ist der Querschnitt durch die Eichel kreisförmig. Eine Eichelkrone und ein Eichelhals ist nicht vorhanden. Die Glans zeigt auf der Dorsalseite 2 tiefe und mehrere seichte Längsfurchen und etwa 10 Querfältchen, die den proximalen Teil der Eichel ringförmig umziehen. Das Praeputium läßt den distalen Teil der Eichel frei und weist Runzeln an der dem Penis zugewandten Seite auf. Das Frenulum praeputii setzt an der Dorsalseite des Penis an. Die Corpora cavernosa penis vereinigen sich hinter dem Bulbus zu einem Corpus cavernosum penis. Ein kurzes Septum deutet ihre ursprüngliche Zweiteiligkeit an. Das Corpus cavernosum urogenitale ist im Querschnitt hufeisenförmig. Auf dem „Penisrücken“ zieht ein etwa 0,2 cm breiter Muskelstrang hin, der in der Nähe der Eichel ansetzt. Ein Penisknochen fehlt. Das Lumen des Urogenitalkanales verändert seine Gestalt im Verlaufe des Kanales wiederholt und ist an der freien Oberfläche der Eichel ein dorso-ventraler Spalt.

Die zusammenfassenden Angaben über das weibliche Genitalsystem erstrecken sich auf den einen Embryo von *Dendrohyrax* und ein erwachsenes Tier von *Hyrax syriacus*. Bei dem Embryo liegen die Ovarien etwa in der Gegend des 5., bei dem erwachsenen Tier dagegen in der Gegend des 3. Lendenwirbels. Sie stellen beim Embryo glatte, bohnenförmige Gebilde dar, die ähnlich wie die Nieren gelagert sind und wie diese eine hilusartige Einbuchtung aufweisen. Die Ovarien des erwachsenen Tieres hingegen sind gefurcht und gelappt, liegen mit dem konvexen Rande ventralwärts und weisen auf der gegenüberliegenden Seite wie das embryonale Ovar eine hilusartige Einbuchtung auf. Das Ovar des erwachsenen Tieres ist in einer Tasche eingeschlossen, das embryonale Ovar dagegen liegt frei. An der hilusartigen Einbuchtung treten, wie die Mikrotomschnitte durch das Ovar des Embryos zeigen, zahlreiche Gefäße ein. Eine Rinden- und eine

Marks substanz sind deutlich zu unterscheiden. In der Rindenschicht liegen zahlreiche Eifollikel, die meist eine Vesicula germinativa aufweisen. Die Marks substanz zeigt viele Gefäßlumina. In der hilusartigen Einbuchtung treten die Tubae Fallopii an die Ovarien, ziehen sich in vielen Windungen auf der dorsalen Seite der Ovarien hinab und steigen ventralwärts zu den Uterushörnern auf. Jede Tube ist von einer Eileiterfalte eingeschlossen. Die Mikrotomschnitte zeigen ein stark gefraustes, ovales Lumen der Tuben mit vielen Längsfalten. Ein Nebeneierstock ist nicht vorhanden. Die Tuben setzen sich in die 2 Hörner des Uterus fort, Die Hörner des Uterus beschreiben einen ventralwärts gekrümmten Bogen und sind beim Embryo mehr gekrümmt als beim erwachsenen Tier. Zwischen den Hörnern und der ventralen Wand des Uterus ist das Ligamentum latum ausgespannt und bildet einige Taschen. Der Uteruskörper des Embryos ist etwa um  $\frac{1}{4}$  kürzer als jedes seiner Hörner und in der Mitte seiner Längsausdehnung am schmalsten. Der Uteruskörper des erwachsenen Tieres dagegen mißt an Länge nur die Hälfte jedes Hornes. Der Querschnitt durch den Uterus ist beim Embryo etwa kreisförmig; im Gegensatz dazu ist der Uteruskörper des erwachsenen Tieres platt gedrückt. Während die Hörner faltenlos sind, finden sich im Körper hohe Querfalten. Der Muttermund ist beim Embryo durch eine distalwärts ins Lumen einspringende Falte gebildet, die an der Ventralwand ansetzt und eine Nische überdeckt, die der Vagina angehört. Anders ist der Muttermund des erwachsenen Tieres gebildet. Bei ihm ist er durch das rohrartig in die Vagina ragende distale Uterusende dargestellt, das ein spaltförmiges Lumen hat. Indessen wird auch beim erwachsenen Tier durch dieses Hineinragen in die breite Vagina eine Nische gebildet, die der Vagina angehört. Diese Nische verbreitert sich lateralwärts in 2 divertikelartige Taschen, welche die bedeutende Breite der Vagina an dieser Stelle bedingen. Die Vagina ist um  $\frac{1}{4}$  länger als der Uteruskörper, beim erwachsenen Tiere hingegen um mehr als das Doppelte. Die Scheide weist einen proximalen Abschnitt mit Querfalten und einen distalen Teil mit Längsfalten auf. An der Ventralwand zieht sich im distalen Teil beim Embryo eine bandartige Erhebung hin, die das erwachsene Tier nicht zeigt. Diese Erhebung löst sich in Längsfalten auf, die nach der Urethra zusammenlaufen. Diese Mündung liegt sowohl beim Embryo als beim erwachsenen Tier dort, wo die proximalen zwei Drittel und das distale Drittel des Begattungskanales zusammentreffen. Der Dendro-

hyraxembryo besitzt ein Hymen, das als vollständige Scheidewand etwas distal von der Mündung der Urethra liegt und die Vagina von der Vulva trennt. Vulva und After sind durch den nur unvollkommen ausgebildeten Damm getrennt. Es zieht sich nämlich beim Embryo vom Vestibulum vaginae nach dem After hin ein medialer Spalt, der eine tiefe Furche im Damm bildet. Der Damm ist bei beiden Exemplaren durch einen Querwall dargestellt. Indes ist der Kamm dieses Walles beim erwachsenen Tier bedeutend weiter von dem Rande der Analöffnung entfernt als beim Embryo, so daß man beim erwachsenen Tier wohl von der „Andeutung“ einer Kloake sprechen kann. Labia majora und Labia minora sind deutlich unterscheidbar. Die Clitoris ragt beim Embryo mit einer knopfförmigen, gespaltenen Glans ins Vestibulum vaginae. Beim erwachsenen Tier ist die Glans anders gestaltet als beim Embryo, nämlich zapfenförmig. Indes ist sie bei beiden Exemplaren mit einem Praeputium bedeckt. Ein Frenulum clitoridis fand ich beim Embryo. Seitlich von der Mündung der Urethra liegen beim Embryo die BARTHOLIN'schen Drüsen, welche verästelte Gebilde darstellen. Beim erwachsenen Tier fand ich diese Drüsen nicht, ebensowenig die GARTNER'schen Kanäle. Der Dendrohyraxembryo dagegen weist jederseits den GARTNER'schen Kanal auf, der am Vaginaldivertikel beginnt und in die Vulva mündet.

### C. Vergleichend-anatomischer Teil.

#### Harnapparat.

Die morphologische Beschaffenheit des Urogenitalsystemes des Hyrax soll nun mit dem anatomischen Bau des Harngeschlechtsapparates des Elefanten, des Pferdes, der Wiederkäuer und der Nagetiere verglichen werden.

Die Nieren des Elefanten zeigen eine Oberfläche, auf der die Zusammensetzung der Niere aus 10 Renculi nach DÖNITZ (1872) „leicht angedeutet“ ist. Die Rindenschicht ist nach ihm gegen die Markschrift deutlich abgesetzt, jedoch ist eine Nierenwarze nicht zu unterscheiden, es sammeln sich vielmehr „die BELLIN'schen Röhrchen zu einem größeren Stamm, Tubus maximus, welcher im blinden Ende des Nierenkelches mündet“. Die Elefantenniere weicht somit von der Niere des Hyrax vor allem dadurch ab, daß ihr eine Papille fehlt. Ferner liegt die Zusammensetzung der Niere aus einer bestimmten Anzahl gegeneinander abgesetzter Renculi nicht vor, so daß bei Hyrax die Nierenober-



fläche im Gegensatz zum Elefanten glatt ist. Eine gewisse Ähnlichkeit der Elefantenniere mit der Hyraxniere liegt nur in der Gestalt, indem nämlich nach M. WATSON (1873) die Elefantenniere dreieckig, nach vorn spitz zulaufend, am hinteren Rande abgerundet ist. Diese Form ist der Mandelkernform der rechten Hyraxniere nicht unähnlich. Demnach weicht die Elefantenniere im anatomischen Bau erheblich von der Niere des Hyrax ab. Dagegen zeigt die Niere des Pferdes einige Ähnlichkeit. Wie bei Hyrax findet sich bei ihr eine Nierenwarze. Ferner ist nach ELLENBERGER und BAUM (1900) die Oberfläche glatt und, wie bei Hyrax, die rechte Niere weiter kranialwärts gelegen als die linke. Indessen weicht sie von der Niere des Hyrax zunächst durch ihre mehr herzförmige Gestalt ab. Sodann verhält sich die Dicke der Rindenschicht zu der der Marksicht etwa wie 1:2, während sich bei Hyrax diese Schichten in ihrer Stärke etwa wie 1:1 verhalten. Ferner ist der Hilus des Pferdes ein spaltförmiger Einschnitt, während der Nierenhilus des Hyrax die Herzform aufweist. Wie das Pferd, zeigen unter den Wiederkäuern Schaf und Ziege einige Ähnlichkeit mit Hyrax im anatomischen Bau der Niere. Bei ihnen ist die Oberfläche der Niere glatt, ihre Gestalt etwa bohnenförmig, auch ist nur eine Nierenwarze vorhanden. Dagegen finden wir abweichende Verhältnisse bei den Nieren des Rindes. Sie zeigen eine gefurchte und gebuckelte Oberfläche, mehrere Nierenwarzen, weichen in der Lagerung bedeutend ab, da sie ja hintereinander liegen, und unterscheiden sich besonders dadurch von den Nieren des Hyrax, daß ihnen ein echtes Nierenbecken und ein dem Hilus der Hyraxniere entsprechender Hilus fehlt. Schließlich sind noch die Nieren der Nager mit denen des Hyrax zu vergleichen. Ich untersuchte zum Vergleich die Nieren vom *Mus decumanus*, *Lepus cuniculus*, *Lepus timidus*, *Sciurus vulgaris*, *Sciurus spec.* und *Alactaga jaculus*. Wie bei Hyrax fand ich bei allen die rechte Niere erheblich weiter kranialwärts gelegen als die linke. Die Form der rechten Niere ist bei allen die einer Bohne, während die linke mehr halbmondförmig ist. In der Form ähnelt somit die linke Nagerniere der linken Hyraxniere. Ferner ist bei einigen linken Nieren der untersuchten Nager eine Abplattung wie bei Hyrax zu bemerken, die sich auf die ganze laterale Fläche erstreckt, so daß diese durch zwei Kanten von der Dorsal- und Ventralfläche abgesetzt ist. Die Oberfläche ist bei den untersuchten Nagern mit Ausnahme von *Sciurus spec.* glatt, was eine weitere anatomische Uebereinstimmung mit Hyrax be-



deutet. Weiterhin liegt eine wesentliche Aehnlichkeit darin, daß bei diesen Nagern nur eine Nierenwarze vorhanden ist, welche der von Hyrax in der Form ähnlich sieht. Ebenso verhält sich wie bei Hyrax die Stärke der Rindenschicht zu der der Markschiebt meist wie 1:1. Indessen weicht die Gestalt des Hilus der Nagnernieren von der des Hyrax ab, indem der Hilus bei den Nagern im allgemeinen eine quer-ovale Vertiefung ist, während wir für den Nierenhilus des Hyrax in allen Stadien die Kartenherzform vorfinden. Die in der distalen Hälfte der Niere befindliche Lage des Hilus ist beim erwachsenen Hyrax weniger von Belang, da wir sie bei allen Embryonen in der Mitte der Medialfläche finden. Diese Lagerung weist der Hilus auch bei den angeführten Nagern auf. Zeigen die Nieren der verschiedenen Ordnungen oft erhebliche verschiedene anatomische Beschaffenheit, so gilt dies weit mehr noch für die Nebennieren. Die Lagerung der Nebennieren ist nur darin für alle zum Vergleich herangezogenen Tierordnungen gleich, daß sie in der Nähe des proximalen Nierenendes, und zwar an der medialwärts gewendeten Seite der Niere, liegen. Hingegen ist die Entfernung der Nebennieren von dem kranialen Nierenrande sogar innerhalb derselben Ordnung verschieden. Während die Nebennieren beim Elefanten in einiger Entfernung von der Niere liegen, legen sie sich beim Pferde den Nieren an. Erhebliche Unterschiede in der Lagerung der Nebenniere finden sich unter den Nagern. Bei *Sciurus vulgaris* z. B. liegen die Nebennieren distal vom proximalen Nierenende an der Niere, während sie bei *Alactaga jaculus* etwa 0,5 cm kranialwärts vom kranialen Nierenende liegen. Hyrax ähnelt in der Lagerung der Nebenniere den Tieren, bei welchen die Nebennieren der Niere anliegen. Größere Konstanz findet sich in der Gestalt der Nebennieren, es herrscht nämlich die ovale vor. In der Form der Nebennieren weicht somit Hyrax von den meisten der hier angeführten Tiere ab. Herrscht in der Form eine gewisse Gleichmäßigkeit, so sind die Unterschiede in der Größe der Nebenniere im Verhältnis zur Größe der Niere um so bedeutender. Auch hier walten innerhalb der Ordnung der Nager ganz verschiedene Verhältnisse vor. So verhält sich die Länge der Nebenniere zu der der Niere bei *Mus decumanus* wie 1:6, bei *Sciurus spec.* und *Sciurus vulgaris* wie 1:2, bei *Alactaga jaculus* wie 1:3. Hyrax ist somit, was das Größenverhältnis zwischen Nebenniere und Niere betrifft, den letztgenannten Nagern ähnlich. Was schließlich den inneren Bau betrifft, so fand ich stets eine deutlich unter-

scheidbare Rinden- und Marksubstanz. Indessen war die verhältnismäßige Stärke jeder dieser Schichten sehr variabel. So macht die Rindenschicht bei *Mus decumanus*  $\frac{3}{4}$  der halben Breite der Nebenniere aus, bei *Sciurus vulgaris* etwa  $\frac{2}{3}$ , bei *Sciurus spec.* nur die Hälfte, bei *Hyrax* gleichfalls die Hälfte. Hierin besteht also nur Ähnlichkeit mit *Sciurus spec.* Wie *Hyrax* mit den vorgenannten Tieren darin übereinstimmt, daß die rechte Niere weiter kranialwärts gelagert ist als die linke, so ist dementsprechend auch der rechte Ureter wie bei den anderen Tieren länger als der linke. Hingegen ist die auffallend weit kranial befindliche Lage der Uretereininsertionen eine Eigentümlichkeit des *Hyrax*. Denn beim Pferde liegen zwar bekanntermaßen die Uretereininsertionen nur ein wenig distal von der Linie, welche die Dorsalwand der Blase in eine proximale und eine distale Hälfte teilen würde, also weit kranial; dennoch entspricht die Lage der Insertionen beim Pferde nicht der bei *Hyrax*. Indessen ähneln sich Pferd und *Hyrax* darin, daß die Ureteren eine verhältnismäßig lange Strecke in der Wand der Blase verlaufen. Noch weniger als beim Pferde entspricht bei den Wiederkäuern die Lage der Uretereininsertionen der bei *Hyrax*. Denn sie liegen beim Rind beispielsweise nur 3 cm vom *Orificium vesicae* entfernt, während diese Entfernung bei der bedeutend kleineren Pferdeblase immerhin 5 cm beträgt. Dagegen ähneln einige Nager dem Pferde, was die Lage der Uretereininsertionen betrifft. Jedoch zeigen die verschiedenen Nager hierin sogar innerhalb derselben Gattung verschiedene Verhältnisse. So fand ich bei *Sciurus vulgaris*, bei *Lepus timidus*, bei *Alactaga jaculus* die Insertionen nahe dem *Orificium vesicae*, bei *Mus decumanus* und bei *Sciurus spec.* an der Grenze zwischen distalem und mittlerem Drittel der Blase, bei *Lepus cuniculus* und *Cavia cobaya* an der Grenze zwischen den Hälften der Blase. Demnach liegen bei den letztgenannten Nagern die Insertionen noch weiter kranial als beim Pferde. Je weiter kranial nun die Ureteren inserieren, um so weiter liegen sie von einander entfernt. Darin stimmen die Tiere mit *Hyrax* überein, bei denen die Insertionen verhältnismäßig weit kranial liegen. Bei den untersuchten Tieren, bei welchen die Uretereininsertionen verhältnismäßig weit kopfwärts liegen, fand ich das *Centrum verticis*, wo es deutlich zu sehen ist, stets an der Vorderwand der Harnblase, jedoch nicht in ihrer Mitte, sondern im proximalen Teil der Vorderwand. So findet sich das *Centrum verticis* bei Pferd und Ratte distal vom Scheitelende der Blase,

beim Rinde dagegen, wo die Insertionen nahe bei einander und weit distal liegen, befindet sich das Centrum verticis ganz am proximalen Ende der Blase. Bei keinem Tier jedoch fand ich wie bei Hyrax das Centrum verticis mitten auf der Vorderwand der Blase. Was nun das Trigonum vesicae betrifft, so sind meine Untersuchungsergebnisse insofern nicht maßgebend, als das Präparat des erwachsenen Tieres nicht im frischen Zustande, sondern konserviert von mir untersucht wurde, also die Schleimhaut der Blase verändert war. Die Schleimhaut in der embryonalen Blase war größtenteils losgelöst, liefert also für das Trigonum vesicae ebenfalls kein sicheres Resultat. Auch bezüglich der weit proximal befindlichen Lage der Blase des Hyrax ist eine Vergleichung mit anderen Tieren nicht am Platze, da hierbei der Füllungsstand der Blase eine wesentliche Rolle spielt. Ebenso wie Hyrax die hohe Lage der Uretereninsertionen eigentümlich ist, kommt ihm allein eine so auffallend lange Harnröhre zu. Von den zum Vergleich herangezogenen Tieren weist nur die Ratte eine verhältnismäßig lange Harnröhre auf, da sie immerhin  $\frac{1}{3}$  der Harnblasenlänge ausmacht, jedoch ist die Länge der Harnröhre des Hyrax, die  $\frac{2}{3}$  der Harnblasenlänge beträgt, immer noch erheblich länger. Wiederum ist es also ein Nagetier, das hierin eine entfernte Ähnlichkeit mit Hyrax aufweist.

### Geschlechtsapparat.

Wir wenden uns nun zur Vergleichung des männlichen Geschlechtsapparates des Hyrax mit dem Genitalsystem des Elefanten, des Pferdes, der Wiederkäuer und der Nager. Bezüglich des Hodens hat Hyrax mit dem Elefanten vor allem gemein, daß bei ihm die Hoden in der Bauchhöhle verbleiben. Darin unterscheidet sich demnach Hyrax sowohl von den Wiederkäuern und dem Pferde, als auch von den Nagern, bei denen die Hoden ja außerhalb der Bauchhöhle in einem Hodensack liegen. In der Gestalt dagegen weicht der Hyraxhoden von dem des Elefanten ab, da dieser nach CUVIER (1810) rundlich ist, während der Hyraxhoden im Umriß ein langgestrecktes Oval darstellt. In der Form ähnelt der Hyraxhoden vielmehr dem Nagerhoden, da dieser ebenfalls langgestreckt ist, während der Pferde- und Wiederkäuerhoden kürzer und breiter erscheint. Auch ist der Pferdehoden (nach ELLENBERGER und BAUM, 1900) seitlich zusammengedrückt, während der Hoden der Nager einen mehr kreisförmigen Quer-



schnitt zeigt. Nur *Alactaga jaculus* wies eine dorso-ventrale Abplattung auf und ähnelt darin somit allein Hyrax. Doch weicht *Alactaga jaculus* darin wieder von Hyrax ab, daß der Nebenhoden nur sehr lose am Hoden hängt, was bei den anderen Nagern, auch beim Pferde und den Wiederkäuern nicht der Fall ist. Was die Form des Nebenhodens betrifft, so zeigen alle hierin in Betracht gezogenen Tiere eine mehr oder weniger S-förmige Gestaltung des Nebenhodens, wie wir sie bei Hyrax, an einem Nebenhoden wenigstens, ebenfalls finden. Bezüglich des inneren Baues des Hodens ist Hyrax dem Pferde nur im Vorhandensein des Corpus Highmori ähnlich, da ihm Lobuli testis fehlen, die das Pferd wiederum zeigt. Größere Ähnlichkeit besteht zwischen Wiederkäuer- und Hyraxhoden, denn die Wiederkäuer weisen ein deutliches Corpus Highmori wie Hyrax auf, und die Lobuli testis sind nach ELLENBERGER und BAUM (1900) nur „wenig augenfällig“. Die Nager endlich zeigen nach W. MESSING (1877) verschiedenes Verhalten, da zum Beispiel beim Kaninchen und Meerschweinchen ein Corpus Highmori und Lobuli testis vorhanden sind, während bei *Mus decumanus* und *Mus musculus* weder ein Corpus Highmori, noch Lobuli testis ausgebildet sind. Somit zeigt Hyrax, was den inneren Bau des Hodens betrifft, am meisten Ähnlichkeit mit den Wiederkäuern. Während Hyrax, was den Bau des Hodens und Nebenhodens betrifft, nicht sonderlich von den zum Vergleich herangezogenen Tieren abweicht, zeigt er eine eigentümliche Ausbildung der Samenwege, insbesondere in dem Receptaculum seminis. So weist der Elefant nach OUDEMANS (1892) eine Ampulle des Vas deferens mit Leisten der Mucosa und Kryptenbildung auf, während eine Ampulla ductus deferentis, d. i. eine spindelförmige Erweiterung des Lumens im distalen Teil des Vas deferens bei Hyrax fehlt. Freilich ist der Samenleiter proximal von dieser Ampulle wie bei Hyrax geschlängelt, indessen fehlt die Knäuelbildung, wie sie Hyrax zeigt, im distalen Teile des Samenleiters. Mehr noch als vom Elefanten weicht Hyrax vom Pferde und den Wiederkäuern in der Beschaffenheit des Vas deferens ab. Denn Pferd als auch Wiederkäuer zeigen nach ELLENBERGER und BAUM (1900) keinerlei Windungen des Samenleiters und weisen eine Ampulle des Vas deferens auf, die Hyrax fehlt. Ferner finden sich beim Pferde Drüsen in der Ampulle, nicht aber solche im Samenleiter des Hyrax. In Bezug auf die Beschaffenheit des Vas deferens zeigen die Nager große Verschiedenheiten unter sich. Für das Kaninchen und die Ratte



führe ich die Befunde DISSELHORST's (1897) an. *Lepus cuniculus* weist eine Ampulle des Vas deferens auf, die durch Epithelleisten in langgestreckte Hohlräume eingeteilt ist. Bei *Mus decumanus* fehlt ebenfalls die Ampulle. Indessen sind nach DISSELHORST (1897) Anhangsdrüsen des Vas deferens in Gestalt von Röhrenbüscheln vorhanden. Ich fand keine Schlingelungen des Vas deferens bei *Mus decumanus*. *Sciurus vulgaris* hatte am Ende des Vas deferens eine geringe Verbreiterung, also die Andeutung einer Ampulle. Bei *Alactaga jaculus* fand ich ein Receptaculum seminis entsprechend dem, das DISSELHORST (1897) für *Vesperugo pipistrellus* und *Talpa europaea* beschrieben hat. DISSELHORST bezeichnet bei *Vesperugo pipistrellus* als Receptaculum seminis eine Blase des Vas deferens in der Nähe des Hodens, welche eine Umhüllung darstellt, die „Aufknäuelungen des Vas deferens“ in sich birgt. Dort fand DISSELHORST Sperma, und darum sei dieses Gebilde in erster Linie „Samenreservoir“, dem allerdings auch noch drüsige Funktion zukommt. Ähnlich beschaffen ist nach DISSELHORST das Receptaculum seminis von *Talpa europaea*. Bei diesem Tier „findet sich ein mächtig entwickeltes Receptaculum seminis, welches in der Art entsteht, daß das aus dem Schwanze des Nebenhodens hervorgehende Vas deferens sich sogleich in eine voluminöse Tasche einsenkt, deren derbe Wand ganz aus gestreifter Muskulatur besteht, welche ihrerseits von einer bindegewebigen, Nerven und Gefäße enthaltenden Hülle überzogen ist. In dieser Tasche knäuelnd sich, wie an Querschnitten ersichtlich, der Samenleiter in zahlreiche Schlingen auf, um dann die Tasche wieder zu verlassen und in die Urethra bezw. Vagina masculina einzumünden.“ DISSELHORST fand dieses Gebilde „dicht erfüllt von Spermatozoen“. Ein ganz ähnliches Gebilde fand ich bei *Alactaga jaculus* etwa  $\frac{1}{2}$  cm distal vom Nebenhoden. Es stellt sich dort als ein längliches, kompaktes Gebilde dar, das durch feine Membranen in dieser Form gehalten wurde. Die Durchtrennung dieser Membranen ergab ein Konvolut von Schlingen des Vas deferens, die, gelöst, ein gerades Stück des Vas deferens ausmachten. Hinter diesem Konvolut verläuft das Vas deferens vollständig gerade. Eine Ampulle des Vas deferens in der gewöhnlichen Form fand ich nicht bei *Alactaga jaculus*. Indessen untersuchte ich ein Gebilde, das TULLBERG (1899) als „plötzliche Anschwellung des Vas deferens, etwa 5 mm von der Mündung der Vasa deferentia“ erwähnt. Diese „Anschwellung“ des Vas deferens weist bei meinem Exemplar 0,3 cm an Länge und 0,2 cm an größter Breite auf.

Sie sitzt breit als ein abgerundeter Blindschlauch am Vas deferens an, dessen Längsrichtung etwa senkrecht zu der des Vas deferens steht. Auf Mikrotomschnitten fand ich im Inneren einen Hohlraum ohne Inhalt. Auf Querschnitten sieht man eine Anzahl verzweigter, drüsenartiger Figuren, die von einem hohen Cylinder-epithel begrenzt werden. Das ganze Gebilde ist von mehr oder weniger gewundenen Schläuchen durchzogen, die sich hin und wieder vereinigen und Seitenzweige treiben, welche wieder Ausläufer haben. Wir haben ein Organ vor uns, das hier die drüsige Funktion ausübt, die sonst vielfach der Ampulle des Vas deferens zukommt. Vergleichen wir nun diese Aufknäuelungen des Vas deferens mit den Knäuelungen des Vas deferens bei Hyrax, so unterscheiden sie sich einmal durch ihre Lage von denen des Hyrax, da sie ja näher am proximalen als am distalen Ende des Vas deferens liegen. Sodann haben sie drüsige Funktion. Jedoch sind die Aufknäuelungen wie die des Hyrax wohl geeignet, als Aufbewahrungsort einer erheblichen Menge von Spermatozoen zu dienen, und sind darum von DISSELHORST als Receptacula seminis bezeichnet worden. DISSELHORST folgend, habe ich die Schlingenknäuel des Samenleiters des Hyrax, weil sie ihrer Form nach den Receptacula seminis von *Vesperugo pipistrellus* und *Talpa europaea* ähnlich sehen, und weil sie die Funktion eines Samenreservoirs erfüllen, Receptacula seminis genannt. Wir sehen somit, daß es wiederum ein Nager (*Alactaga jaculus*) ist, dem Hyrax unter den zum Vergleich herangezogenen Tieren bezüglich der Beschaffenheit des Vas deferens am ähnlichsten ist. Bezüglich der Abkömmlinge des Vas deferens, der Samenblasen, ergibt ein Vergleich mit dem Elefanten, dem Pferde, den Wiederkäuern und den Nagern folgende Resultate. Die Samenblasen des Elefanten sind nach OUDEMANS (1892) „taschenartig“ gebaut. Die Mucosa zeigt miteinander verwachsene Falten, die zusammen „ein Maschenwerk bildeten, welches eine von runden und ovalen Löchern durchbohrte Oberfläche darbot“. Somit sind die Samenblasen des Elefanten ganz anders gebaut als die des Hyrax. Dasselbe läßt sich von den Samenblasen des Pferdes sagen. Sie sind nämlich beim Pferde nach ELLENBERGER und BAUM (1900) hohle, keulenförmige Blasen, die innen „leistenartig über die Oberfläche vorspringende Flächen“, also Kammerung aufweisen. Anders sind die Samenblasen der Wiederkäuer beschaffen. Sie sind nach ELLENBERGER und BAUM (1900) „kompakte, drüsige Organe, die aus größeren Lappen und kleineren Läppchen“ bestehen. „Der

Ausführungsgang, *Ductus excretorius*, ist ziemlich weit, zieht sich durch die Mitte der Drüse hindurch und nimmt die ebenfalls weiten Ausführungsgänge der einzelnen Lappen auf.“ Danach weisen die Samenblasen der Wiederkäuer eine gewisse Ähnlichkeit mit den Samenblasen des Hyrax auf, doch kann man bei Hyrax nicht von „Lappen“ und „weiten Ausführungsgängen“ der Drüsenäste sprechen. Mehr Ähnlichkeit als die Wiederkäuer zeigen in der Form der Samenblase einige Nager, wie die umfassenden Untersuchungen TULLBERG's (1899) ergeben, die sich auf ein reiches Material erstrecken. So sind die *Vesiculae seminales* von *Hystrix cristata* nach ihm „in ihrem distalen Teil mit Äesten von recht beträchtlicher Länge und Dicke versehen“. Ähnlich gestaltet sind die Samenblasen von *Coelogenys paca*; sie sind nämlich „lang und röhrenförmig, mit zahlreichen, aber sehr kurzen Äesten“. Ebenso zeigt *Georychus capensis* Samenblasen, die „mit Äestchen an der einen Seite versehen“ sind. Auch die Samenblasen von *Coendu novae-hispaniae* zeigen „zahlreiche Verästelungen“. Bei diesen Nagerarten sind die Samenblasen also verästelt, wenn auch die Art der Verästelung von Hyrax abweichen mag. Es sind also wiederum Nagetierformen, die von den verglichenen Tieren die meiste Ähnlichkeit im Bau der Samenblasen mit Hyrax haben. Mehr als bei den Samenblasen finden wir bei der Prostata der hier verglichenen Tiere die Bildung von Abteilungen in der Drüse. So zeigt die Prostata des Elefanten nach OUDEMANS (1892) Einteilungen in viele Blindsäcke und Kammern. „Die Innenwand dieser Coeca bildet regelmäßige, sehr hohe und dicke Falten, welche einander in der Mitte berühren; zwischen den Falten befinden sich die äußerst kleinen, aber zahlreichen Acini.“ Danach ist die Prostata des Elefanten ganz anders gebaut als die des Hyrax. Dagegen ähnelt die Vorsteherdrüse des Pferdes im Bau wenigstens der des Hyrax, wenn sie durch ihre Dreiteiligkeit sich auch von ihr unterscheidet. Sie bietet nämlich nach DISSELHORST (1897) „ein schwammiges, spongiöses Aussehen, welches daher rührt, daß die Ausführungsgänge sich in baumartige Ramifikationen teilen, in welche letztere erst die alveolären Drüsen einmünden“. Es liegt also bei der Prostata des Pferdes die Bildung von zahlreichen Äestchen vor, die in Hauptäste münden. Ist bei Hyrax auch nur ein solcher Hauptast vorhanden, so liegt in der Anlage von Hauptast und Nebenästen hier wie dort immerhin eine Ähnlichkeit im Bau. Dies läßt sich von der Prostata der Wiederkäuer nicht sagen.

Denn die Vorsteherdrüse von *Bos taurus* ist nach DISSELIHORST (1897) in größere Lappen eingeteilt, die durch mehr minder breite Bindegewebszüge gebildet werden. Dagegen finden wir wieder unter den Nagern Formen, die im Bau der Prostata mit Hyrax Ähnlichkeit haben. So hat *Chinchilla lanigera* nach TULLBERG (1899) eine „aus zahlreichen Drüsenröhren“ bestehende Prostata; die zweiteilige Prostata von *Hystrix cristata* besteht aus zahlreichen, schmalen, verästelten Drüsenröhren. Auch *Echinomys cayennensis* weist eine ästige Prostata auf. *Castor canadensis* zeigt eine Prostata, die aus schmalen Lappen zusammengesetzt ist. Entspricht die Prostata dieser Nager auch nicht genau der des Hyrax im Bau, so ist sie ihr doch noch ähnlicher als die des Pferdes, da die verschiedenen Äste mit ihren Spitzen an die freie Oberfläche der Drüse treten, während sie beim Pferde im Inneren des Organs liegen. In der Nähe der Prostata und der Samenblasen liegt bei Hyrax der *Uterus masculinus*. Er weicht in seiner Gestalt von dem des Elefanten ab. Beim Elefanten zeigt der *Uterus masculinus* nach OUDEMANS (1892) sehr variable Ausbildung und ist als eine Einsenkung von 1—2 mm Tiefe angelegt, die von einer Mucosafalte überdeckt ist. PLATEAU (1881) fand einen *Uterus masculinus* von 20 mm Tiefe mit einer 5 mm weiten Öffnung. Größere Ähnlichkeit zeigt der *Uterus masculinus* des Pferdes mit dem des Hyrax. Er ist ein Bläschen, dessen Ausführungsgang nach ELLENBERGER und BAUM (1900) zwischen den Ausführungsgängen der *Vasa deferentia* oder kaudal von ihnen mündet. Indessen ist der *Uterus masculinus* auch beim Pferde ein sehr variables Organ, das mitunter fehlt. Dasselbe gilt vom *Uterus masculinus* des Rindes, da er nach ELLENBERGER und BAUM (1900) oft mit 2 Ausführungsgängen mündet. Darin weicht er somit von dem des Hyrax ab, der bei beiden Embryonen nur einen Ausführgang aufwies. Bezüglich der Form des *Uterus masculinus* zeigen einige Nager Ähnlichkeit mit Hyrax. So hat schon E. H. WEBER (1846) den *Uterus masculinus* von Kaninchen und Biber als ein unpaares Organ beschrieben, das sich am Ende in 2 Hörner teilt. Die Ähnlichkeit, die zwischen Hyrax und den Nagern bezüglich der Samenblasen und der Prostata besteht, erstreckt sich jedoch nicht auf das dritte Paar der accessorischen Geschlechtsdrüsen, die *Glandulae Cowperi*. Sie ähneln im inneren Bau vielmehr den COWPER'schen Drüsen des Elefanten, wenn ich für das erwachsene Tier die Beschreibung OUDEMANS' (1892) zu Grunde lege, der ihren Bau „fein spongiös“ nennt. Der



Elefant zeigt nämlich nach OUDEMANS (1892) im Inneren der COWPER'schen Drüsen „einen großen und zahlreiche kleinere Hohlräume“, so daß die Drüse weich-schwammig wird. Ihr Ausführungsgang ist lang. Hingegen sind die COWPER'schen Drüsen von Pferd und Wiederkäuern nach DISSELHORST (1897) in größere Lappen zerlegt, also denen des Hyrax nicht ähnlich. Ebenso giebt DISSELHORST unter den Nagern für *Lepus cuniculus* und *Mus decumanus* „lappigen Bau“ an. Ich fand bei *Sciurus vulgaris* die COWPER'schen Drüsen spiralig gewunden, bei *Alactaga jaculus* hanfkorn-groß, im Inneren gelappt und mit langen Ausführungsgängen versehen. Leider giebt TULLBERG (1899) keine Beschreibungen der COWPER-Drüsen bei den vielen Nagetieren, die er untersucht hat. Er bemerkt oftmals nur, daß sie „von gewöhnlicher Beschaffenheit“ seien; sie dürften, wenn man den Bau der COWPER'schen Drüsen bei Hase und Ratte als den gewöhnlichen annimmt, meist gelappt sein. Bei *Castor canadensis* hat die COWPER'sche Drüse einen auffallend langen Ausführungsgang nach TULLBERG's Zeichnung (Taf. 51, Fig. 17). Danach sind die COWPER'schen Drüsen des Hyrax denen der Nager im inneren Bau nicht ähnlich; nur die einiger Formen erinnern durch ihren langen Ausführungsgang an die des Hyrax. Wenn wir nun die Zahl und Lage der Mündungen der accessorischen Geschlechtsdrüsen, des Uterus masculinus und der Vasa deferentia sowohl zu einander als in der Urethra bezw. in dem Urogenitalkanal bei den angeführten Vertretern der verschiedenen Tierordnungen mit den bezüglichlichen Verhältnissen bei Hyrax vergleichen, so erhalten wir folgende Resultate. Der Elefant weicht von Hyrax ab, da einmal nach OUDEMANS (1892) die Samenblasen in die Ausführungsgänge der Vasa deferentia münden, die Prostata jederseits etwa 6 Ausmündungen hat, die überdies proximal von denen der Vasa deferentia liegen, und dann, wie OUDEMANS (1892) bemerkt, das Verumontanum bei Hyrax auf der Grenze der Pars bulbosa liegt, bei *Elephas* „auf der gewöhnlichen Stelle“, d. h. proximal von der Pars bulbosa. Die COWPER'schen Drüsen münden nach OUDEMANS (1892) beim Elefanten in die Pars bulbosa, und zwar jede mit nur einer Oeffnung. Darin liegt die einzige Uebereinstimmung mit Hyrax. Mehr noch als der Elefant weicht das Pferd in den bezüglichlichen Verhältnissen von Hyrax ab. Denn beim Pferde ist ein Bulbus nach ELLENBERGER und BAUM (1900) „nur undeutlich“ ausgebildet, die Vasa deferentia nehmen, ehe sie münden, die Oeffnung der Samenblasen auf, die Prostata mündet mit 16—18 Ausführungsgängen

jederseits, und auch die COWPER'schen Drüsen zeigen jederseits 6—8 Mündungen; zudem münden die COWPER'schen Drüsen viel weiter proximal als bei Hyrax, nämlich nach DISSELHORST (1898) „an der Grenze der Pars membranacea und bulbosa“. Ein wenig mehr ähneln die Wiederkäuer, was die Zahl und Lage der hier in Frage kommenden Mündungen betrifft, Hyrax. Sie weisen nämlich, wie das Pferd, viele Prostatamündungen auf, und die Samenblasen münden wie beim Pferde in die Vasa deferentia. Indessen haben die COWPER'schen Drüsen jederseits nur eine Mündung, und es ist ein Bulbus ausgebildet, so daß die Wiederkäuer darin Hyrax ähneln. Daß der Uterus masculinus mitunter 2 Oeffnungen in den Urogenitalkanal hat, ist freilich wiederum eine Abweichung Hyrax gegenüber. Vergleichen wir im Anschluß an Pferd und Wiederkäuer in Bezug auf die Mündungen nunmehr die Nager mit Hyrax, so finden wir manche Ähnlichkeit zwischen ihm und manchen Nagern. Zunächst liegt darin eine wichtige Uebereinstimmung, daß ebenso wie bei Hyrax auch „bei keinem Nager“, wie OUDEMANS (1892) sagt, die Gl. vesiculare in das Vas deferens ausmünden. Diese Ansicht spricht auch DISSELHORST (1897) aus. Die Samenblasen münden vielmehr gesondert vom Vas deferens bei den Nagern. Die Prostata mündet bei den Nagern mit so viel Oeffnungen, wie sie Abteilungen aufweist. So hat *Hystrix cristata*, *Cavia cobaya* und *Pteromys nitidus* nach OUDEMANS (1882) eine zweiteilige Prostata mit einer Mündung jederseits. *Dasyprocta aguti* hat nach OUDEMANS (1892) 4 Prostatadrüsen, von denen jede einen Ausführgang hat. Beim Kaninchen sind nach DISSELHORST (1897) mehrere Prostatalappen vorhanden, von denen jeder eine Mündung hat. Nur *Castor* macht hierin eine Ausnahme, indem bei ihm nach OUDEMANS (1892) die 2 Prostatateile mit zusammen nur einer Mündung sich öffnen. Es sind also von den zum Vergleich herangezogenen Tieren nur unter den Nagern Formen, welche wie Hyrax 2 Prostatadrüsen mit je einer Oeffnung aufweisen. Bezüglich der Lage der Prostatamündungen zeigen die Nager verschiedenes Verhalten. So liegen die Mündungen z. B. bei *Cavia cobaya* nach OUDEMANS zu beiden Seiten vom Verumontanum, bei *Pteromys nitidus* auf dem Colliculus seminalis. Die letztere Form stimmt darin mit Hyrax überein. Die dritte Art der accessorischen Geschlechtsdrüsen, die COWPER'schen Drüsen münden nach OUDEMANS (1892) bei den Nagern stets in die Pars bulbosa aus. Doch ist ihre Lage nach den Zeichnungen TULLBERG's (1899) eine andere als bei Hyrax: sie

liegen nämlich fast stets hart proximal am Bulbus, und zwar als mehr minder kompakte Gebilde. Der Uterus masculinus endlich zeigt bei *Lepus* und *Cavia* insofern eine Abweichung von Hyrax, als er die Mündungen der Vasa deferentia aufnimmt. (Nach KRAUSE, 1884.) Wenn wir den am Bulbus beginnenden letzten Teil des männlichen Urogenitalsystems des Hyrax, den Penis, mit dem männlichen Begattungsorgane des Elefanten, des Pferdes, der Wiederkäuer und der Nager vergleichen, so kommen wir zu folgenden Ergebnissen. Der Elefantenpenis ist dem des Hyrax in der Form nicht ähnlich, da er nach M. WATSON (1873) „möhrenförmig“, d. h. nach seinem distalen Ende zugespitzt ist. Eine Eichel, die der des Hyraxpenis nur entfernt ähnlich sähe, fehlt dem Elefanten. Es ist bei ihm nach WATSON (1873) vielmehr ein Gebilde vorhanden, das dem „Kapuzenfortsatz“ beim Pferdepenis entspreche und das die Eichel darstelle. Das Praeputium ist wohl ausgebildet. Von einem Penisknochen des Elefanten erwähnt WATSON (1873) nichts, so daß der Elefant darin allein mit Hyrax übereinstimmt. Auch der Penis der Pferde ist dem Hyraxpenis nur wenig ähnlich. So ist der Pferdepenis nach ELLENBERGER und BAUM (1900) seitlich zusammengedrückt, während das Glied des Hyrax etwas dorso-ventral abgeplattet ist. Ferner weist das Pferd einen Urethrablindsack auf, der Hyrax fehlt. Zwar ist auch beim Pferde eine Eichel ausgebildet, indes ist sie, was bei Hyrax nicht der Fall ist, abgesetzt vom Peniskörper und zeigt einen Fortsatz nach proximal, den Hyrax nicht aufweist, den „Kapuzenfortsatz“. Eine gewisse Uebereinstimmung liegt darin, daß beim Pferde ein mediales Septum zwischen den Corpora cavernosa penis fehlt, das auch bei Hyrax nur schwach ausgebildet ist. Weniger als der Pferdepenis sieht das männliche Begattungsorgan der Wiederkäuer dem des Hyrax ähnlich. Denn vor allem fehlt dem Wiederkäuerpenis nach ELLENBERGER und BAUM (1900) die Eichel, und der Penis endet mit einer Spitze. In der Gestalt unterscheidet er sich durch eine Biegung, die die Form eines von oben nach unten zusammengedrückten S hat, vom Hyraxpenis. Vergleichen wir schließlich das Glied der Nager mit dem Penis des Hyrax, so finden wir unter ihnen Formen, welche eine ähnliche anatomische Beschaffenheit des Penis in Beziehung auf seinen Bau und seine Lage aufweisen, wenn auch nicht einer einzelnen Form alle ähnlichen anatomischen Merkmale zukommen. Zur Vergleichung benutzte ich die Angaben und Abbildungen TULLBERG's (1899). Die Lagerung des Hyraxpenis, der

mit der Spitze nach hinten und unten gerichtet ist, finden wir der des Penis der meisten Nager entsprechend. Der Grund liegt hier wie dort in der mehr oder minder ausgeprägten S-Form des Penis, bzw. der mehr weniger scharfen Abbiegung des distalen Penisendes analwärts. Diese Abbiegung ist bei den meisten Nagern sehr scharf ausgeprägt, z. B. bei *Hystrix cristata*, *Cavia porcellus*, *Cricetus frumentarius*, *Dipus aegypticus* u. a. Bei *Hyrax* geschieht diese Abbiegung des distalen Endes unter Bildung eines stumpfen Winkels mit dem proximalen Teil des Penis, ist also nicht stark ausgeprägt. Indessen finden wir verschiedene Nager, die eine ähnliche Gestaltung des Penis zeigen, z. B. die Leporiden, *Georychus capensis*, *Ctenodactylus gundi*. Wenn auch bei den Leporiden beispielsweise die Präputialmündung nahe am Anus liegt, so daß es beim Männchen zur Andeutung einer Kloake kommt, was bei *Hyrax* nicht der Fall ist, so ist unter den eben angeführten Formen bei *Ctenodactylus gundi* die Präputialmündung wieder weit vom Anus entfernt. Wir finden genug Formen unter den Nagern, deren Penis größtenteils wie bei *Hyrax* über das Niveau der Bauchhaut hinausragt, z. B. bei *Echinomys cayennensis*, *Chinchilla lanigera*. Eine Eichel weisen alle Nager auf. In der Beschaffenheit derselben zeigen sie die größten Verschiedenheiten. Es giebt Nager mit spitzer Eichel, die also darin *Hyrax* nicht ähnlich sind, z. B. *Georychus capensis*, *Alactaga jaculus*, aber auch Nager mit stumpfer Eichel, die darin Uebereinstimmung mit *Hyrax* zeigen, so *Haplodon rufus*, *Mus decumanus*, *Anomalurus peli* u. a. Ist auch die Eichel vieler Nager mit Stacheln versehen, z. B. bei *Anomalurus peli*, *Alactaga iaculus* u. a., oder mit Papillen besetzt, z. B. bei *Cricetus frumentarius*, *Mus decumanus*, *Castor canadensis* u. a., so giebt es auch viele Nager, die weder das eine noch das andere an der Eichel aufweisen, z. B. *Haplodon rufus*, *Hystrix cristata*, *Georychus capensis*. Die Eichel dieser Formen ist darin, daß ihr Stacheln oder Papillen fehlen, der des *Hyrax* penis ähnlich. Längsfurchen, wie wir sie an der Eichel des *Hyrax* penis finden, zeigt die Eichel von *Anomalurus peli*. Indessen erwähnt TULLBERG bei keiner Form Querfältchen an der Eichel, wie wir sie bei *Hyrax* sahen. Was das Os penis betrifft, so wiesen zwar die meisten Nager ein solches auf, indessen fehlt es auch vielen, z. B. den Leporiden, *Georychus capensis*, *Alactaga jaculus* u. a., so daß *Hyrax* darin mit den letztgenannten Formen übereinstimmt. Ebenso fehlt jede Blindsackbildung an dem Urogenitalkanal vielen Nagern, z. B. *Geomys tuza*, *Anomalurus peli*, während wir sie bei



manchen wohlentwickelt finden, z. B. bei *Hystrix cristata*, *Dipus aegypticus*, *Cricetus frumentarius* u. a. Darin stimmt Hyrax mit den erstgenannten Nagetieren überein. So finden wir fast jedes der anatomischen Merkmale des Hyraxpenis bei verschiedenen Nagern vertreten, wenn auch nicht eine Form alle Kennzeichen aufweist. Wir wenden uns nun im Anschluß an die vergleichend-anatomische Betrachtung des männlichen Geschlechtsapparates zur Vergleichung des weiblichen Genitalsystems mit dem des Elefanten, des Pferdes, der Wiederkäuer und der Nager. Bezüglich des Ovars weicht der Elefant, der Beschreibung und den Zeichnungen nach, die M. WATSON (1881) vom indischen Elefanten giebt, von Hyrax in doppelter Hinsicht ab. Einmal ist die Form des Ovars nicht wie bei Hyrax bohnenförmig, sondern nach WATSON's Zeichnung mehr dreieckig, und dann fehlt eine hilusartige Einbuchtung in der Nähe des Ostium tubae Fallopii; eine Uebereinstimmung liegt darin, daß das Ovar des Elefanten wie das des Hyrax gefurcht und „gelappt“ ist. Weniger ähnelt das Ovar des Pferdes dem des Hyrax. Es ist zwar auch bohnenförmig, aber nach ELLENBERGER und BAUM (1900) „umgekehrt bohnenförmig“ d. h. der Gefäßrand oder Hilus ovarii liegt dem Einschnitt am Ovar als konvexer Rand gegenüber. Anders liegen die Verhältnisse beim Ovar des Hyrax. Dort ist die Einbuchtung an der Medialseite des Ovars zugleich die Stelle, wo die Gefäße aus- und eintreten. Unterschiede im Bau der Ovarien von Pferd und Hyrax liegen noch darin, daß das Pferdeovar glatt ist, ferner daß am Pferdeovar Mark- und Rindenschicht nicht zu unterscheiden sind, die sich beim Eierstock des Hyrax wohl sondern lassen. Ferner findet sich beim Pferde ein Nebeneierstock, der bei Hyrax nicht gefunden wurde. Dagegen ähnelt der Eierstock der Wiederkäuer insofern dem des Hyrax, als nach ELLENBERGER und BAUM (1900) die Gefäße am geraden, nicht am konvexen Rande eintreten, wenngleich eine hilusartige Einbuchtung nicht zu unterscheiden ist. Auch ist wie bei Hyrax am Ovar der Wiederkäuer eine Mark- und eine Rindenschicht deutlich zu unterscheiden. Vergleichen wir schließlich das Ovar der Nager mit dem des Hyrax, so finden sich unter ihnen Formen, die im anatomischen Bau des Ovars Hyrax, wenn auch entfernt, ähneln, so z. B. die Ratte (*Mus decumanus*). Das Rattenovar ist ein Gebilde, das durch tiefe Furchen ein traubiges Aussehen erhält. Freilich konnte ich die Bohnenform und die hilusartige Einbuchtung am Ovar, wie sie Hyrax zeigt, nicht am Eierstock

der Ratte finden. Aber es giebt auch Nager, welche wie Hyrax ein bohnenförmiges Ovar mit hilusartiger Einbuchtung aufweisen, wie z. B. *Sciurus spec.* Indessen ist die Oberfläche dieses Ovars glatt. Wie Hyrax somit in Bezug auf die Beschaffenheit des Ovars von den angeführten Ordnungen mehr weniger abweicht, so gilt dies auch von den FALLOPI'schen Tuben und dem Uterus. Der Elefant zeigt wenig Uebereinstimmung in der Beschaffenheit dieses Abschnittes des weiblichen Urogenitalsystemes mit Hyrax. Die Tuben liegen nicht wie bei Hyrax teilweise an der Dorsalseite des Ovars, sondern beginnen mit dem Ostium tubae medial vom Ovar und verlaufen, ohne sich dem Ovar zu nähern, medialwärts. Der Uterus unterscheidet sich von dem des Hyrax gleichfalls erheblich. Denn seine Hörner sind kürzer als der Uteruskörper, während bei Hyrax umgekehrt die Hörner länger sind. Eine wesentliche Abweichung des Elephantenuterus liegt darin, daß er eigentlich ein Uterus duplex ist. Es teilt nämlich ein mediales Längsseptum den äußerlich als einheitlicher Körper erscheinenden Teil innen in zwei Abteilungen, die jede für sich in die Vagina münden. Der Uterus des Hyrax hingegen ist ein ausgesprochener Uterus bicornis. Auch der Muttermund ist beim Elefanten anders beschaffen als bei Hyrax. Er ist nämlich bei dem Elefanten so gebildet, daß jederseits von der Seitenwand des Uterus eine unvollständige Falte ins Lumen des Uterus einspringt, die derartig gebogen ist, daß sie nach der Vagina zu konkav ist. Bei Hyrax dagegen ist der Muttermund durch das rohrartige Hineinragen des Uterus in die Vagina gebildet. Weicht so der Uterus des Elefanten von dem des Hyrax weit ab, so ist ihm der des Pferdes um so ähnlicher. Wenn auch die Tuben des Pferdes einen weit kürzeren Weg beschreiben als bei Hyrax und nicht an die Dorsalseite des Ovars treten, so sehen wir in dem Pferdeuterus einen typischen Uterus bicornis. Zwar sind die Hörner nach ELLENBERGER und BAUM (1900) nur etwas länger als der Körper, während sie bei Hyrax die doppelte Länge des Uteruskörpers haben; ferner ist der Uteruskörper mehr cylindrisch, während er bei Hyrax plattgedrückt erscheint. Indessen ähnelt das Pferd in der Bildung des Muttermundes dem Hyrax sehr. Beim Pferde nämlich ist der Muttermund wie bei Hyrax so gebildet, daß der Uterus wie ein Rohr in die Vagina ragt, das von mehreren Längsfalten umsäumt ist. Ist so das Pferd in der morphologischen Beschaffenheit des Uterus Hyrax nicht unähnlich.

so weichen die Wiederkäuer um so mehr von Hyrax ab. Zwar ist der Uteruskörper der Wiederkäuer im Verhältnis zu den Hörnern sehr kurz, so daß er darin Hyrax ähnelt. Indessen ist er verhältnismäßig erheblich kürzer als der des Hyrax, so daß die Ähnlichkeit eine sehr entfernte ist. Der Muttermund ist von 2 Schleimhautfalten wie von 2 Lippen gebildet, sieht also anders aus als das Os uteri des Hyrax. Die Nager endlich ähneln in der Lage der Tube dem Hyrax, da diese wie bei Hyrax zum Teil an der Dorsalseite des Ovars verläuft. Der Uterus der Nager hingegen ist ein typischer Uterus duplex. Den Muttermund fand ich bei Hase und Ratte als Rohr gebildet, das in die Vagina hineinragt, so daß er dem Os uteri des Hyrax ähnlich sieht. Ferner sind die beiden Uterusteile z. B. beim Hasen und Meer-schweinchen plattgedrückt, wie auch der Uteruskörper des Hyrax dorso-ventral zusammengedrückt erscheint. Wie in Bezug auf die Beschaffenheit des Uterus, so zeigt Hyrax auch im anatomischen Bau der Vagina vielfach Abweichungen von den hier zum Vergleich herangezogenen Tieren. Hyrax weist am proximalen Ende der Vagina 2 divertikelartige Taschen auf, die wir beim Elefanten nicht vorfinden. Außerdem aber unterscheidet sich die Vagina des Elefanten darin wesentlich von der des Hyrax, daß sie durch ein transversales Septum am Ende des proximalen Drittels der Vagina in zwei Abteilungen geteilt ist. Die proximale Abteilung ist durch ein mediales Längsseptum wieder in zwei Längsabteilungen geteilt, die mit je einer Mündung in die distale Vaginalabteilung münden. Eine derartige Teilung der Vagina finden wir bei Hyrax nicht vor. Jedoch ist die Vagina verhältnismäßig wenig länger als die des Hyrax, da sie etwa 3mal länger als der Uteruskörper, bei Hyrax  $2\frac{1}{2}$ mal länger als das Corpus uteri ist, so daß hierin eine gewisse Ähnlichkeit zwischen beiden Tieren liegt. Indessen liegt eine Abweichung wiederum darin, daß Falten in der Scheide des Elefanten fehlen, während die des Hyrax Quer- und Längsfalten aufweist. Von einem Hymen beim Elefanten erwähnt Watson (1881) nichts. Nicht mehr Ähnlichkeit im Bau zeigt die Vagina des Pferdes. Es fehlen bei ihr wie beim Elefanten die 2 Divertikel, welche die Vagina des Hyrax zeigt. Ferner ist sie ungefähr so lang wie der Uteruskörper, so daß das Pferd in der verhältnismäßigen Länge der Scheide von Hyrax abweicht. Ähnlichkeiten liegen darin, daß die Scheide des Pferdes mit Längsfalten, zwischen denen kleine Querfältchen liegen, versehen ist; endlich



weist das Pferd auch ein Hymen auf, das freilich nicht wie bei Hyrax eine vollständige Scheidewand ist, sondern nach ELLENBERGER und BAUM (1900) den Introitus vaginae nur „sehr verkleinert“. Ein Unterschied zwischen Pferd und Hyrax liegt darin, daß die Urethra beim Pferde distal vom Hymen, also in die Vulva mündet, während sie sich bei Hyrax proximal vom Hymen in die Vagina öffnet. Die Vagina der Wiederkäuer weicht darin von der des Hyrax in der morphologischen Beschaffenheit mehr als die des Pferdes ab, daß ein Hymen bei ihr nicht vorhanden ist. Im übrigen ist die Vagina der Wiederkäuer der des Hyrax ebenso ähnlich wie die des Pferdes. Ueber die Vagina der Nager macht TULLBERG keine Angaben, indessen giebt er die Lage der Mündung der Urethra meist an. Sie liegt nach TULLBERG (1899) bei den meisten Nagern innerhalb des Praeputium clitoridis. Bei einigen Formen jedoch befindet sich die Mündung der Harnröhre in der Vagina, nicht innerhalb der Vulva, so z. B. bei *Haplodon rufus*, *Sciurus vulgaris*, *Castor canadensis*. Meine Untersuchung über die Vagina von *Mus decumanus* ergibt, daß diese 2 wohl ausgebildete Divertikel seitlich vom Muttermunde aufweist, so daß dieser Nager darin Hyrax ähnelt. Bei *Lepus timidus* sind diese 2 Divertikel undeutlich ausgebildet. Auch viele Längsfalten wies die Vagina der Ratte auf, während der Hase nur einige große Längsfalten in der Vagina zeigte. Ein Hymen fand ich nicht bei der jungen Ratte. Danach weisen die Nager nicht mehr Aehnlichkeit in Bezug auf die morphologische Beschaffenheit der Vagina auf als das Pferd oder die Wiederkäuer. Bezüglich der Beschaffenheit der Mündung der Vagina nach außen, also der Vulva, ergibt ein Vergleich mit dem Elefanten, dem Pferde, den Wiederkäuern und den Nagern folgende Resultate. Beim Elefanten ist der Damm nach WATSON (1881) vollkommen ausgebildet. Darin weicht somit der Elefant von Hyrax beträchtlich ab, da bei Hyrax der Damm durch einen medialen Längsspalt tief eingeschnitten ist, der Anus und Vulva verbindet. Die Labien zeigen beim Elefanten nicht die deutlich umschriebene Form wie bei Hyrax. Vor allem unterscheidet sich die Clitoris des Elefanten durch ihre lange, cylindrische Gestalt, durch 2 mächtige Crura clitoridis und dadurch, daß sie weit über die Labien hervorragt, von der kleinen Clitoris des Hyrax. Wie Hyrax, so weist auch der Elefant BARTHOLIN'sche Drüsen auf, indessen liegen sie beim Elefanten nach WATSON (1881) dort, wo beim Männchen die



COWPER'schen Drüsen liegen, also proximal von den Crura clitoridis. Bei Hyrax dagegen liegen die BARTHOLIN'schen Drüsen seitlich von der Urethralmündung, also bei weitem mehr distal. Auch GARTNER'sche Kanäle fand WATSON (1881) beim Elefanten, die sich in der Nähe der Urethralmündung öffnen. In dem Vorhandensein dieser Kanäle liegt also eine Aehnlichkeit mit Hyrax, wenn sich auch die Mündungen bei ihm weiter distal als beim Elefanten befinden. Weniger ähnelt das Pferd in Bezug auf die Beschaffenheit der Vulva Hyrax. Denn beim Pferde ist der Damm gut entwickelt, und die rundliche Form der kleinen Clitoriseichel weicht von der Gestalt der zapfenförmigen Glans clitoridis des Hyrax ab. Eine weitere Abweichung liegt darin, daß die BARTHOLIN'schen Drüsen viele Mündungen haben und die GARTNER'schen Kanäle beim Pferde nach ELLENBERGER und BAUM (1900) in äußerst seltenen Fällen vorhanden sind. Die Wiederkäuer ähneln bezüglich der äußeren Genitalien mehr als das Pferd Hyrax, da bei ihnen nach ELLENBERGER und BAUM (1900) die Clitoris „klein und kegelförmig“ ist. Die GARTNER'schen Kanäle sind häufig vorhanden. Finden wir beim Elefanten, beim Pferde und bei den Wiederkäuern den Damm wohlausgebildet, so treffen wir unter den Nagern Formen, die einen ebenso unvollkommen ausgebildeten Damm wie Hyrax haben. So zeigen nach TULLBERG (1899) u. a. besonders *Neotoma floridana* und *Gerbillus pyramidum* den medialen Spalt, der von der Vulva zum Anus hinüberzieht. Auch bezüglich der Gestalt und Größe der Clitoris giebt es unter den Nagern eine Reihe Formen, die Aehnlichkeit mit Hyrax zeigen. So ist die Clitoris klein und zapfenförmig z. B. bei *Hystrix cristata*, *Ctenodactylus gundi* u. a. Eine weitere wichtige Aehnlichkeit zwischen Nagern und Hyrax liegt darin, daß wir wie bei Hyrax bei manchen Nagern die Andeutung einer Kloake finden, so z. B. bei Kaninchen und Meerschweinchen, nach TULLBERG (1899) auch bei *Geomys tuza*. Ueber die BARTHOLIN'schen Drüsen und die GARTNER'schen Kanäle bei Nagern fand ich bei TULLBERG keinerlei Angaben vor.

Fassen wir schließlich kurz die Resultate der vorangegangenen vergleichend-anatomischen Betrachtung zusammen, so ergibt sich für den Harnapparat folgendes. Der Elefant zeigt nur Aehnlichkeit mit Hyrax in der Mandelform der rechten Niere. Beim Pferde ist auch nur bezüglich der Niere Aehnlichkeit mit Hyrax zu finden, indem die Niere des Pferdes nur eine Nierenwarze auf-

weist und ihre Oberfläche glatt ist. Dieselben Eigenschaften, aber ebenfalls keine weiteren Aehnlichkeiten zeigen die Nieren von Schaf und Ziege. Mehr Aehnlichkeit mit Hyrax in der anatomischen Beschaffenheit des Harnapparates zeigen die Nager. Denn einmal sind ihre Nieren meist glatt, bohnenförmig und mit einer Nierenwarze versehen, sodann liegen bei manchen unter ihnen die Uretereninsertionen verhältnismäßig weit proximal, und die Harnröhre ist bei verschiedenen Nagern ebenfalls verhältnismäßig lang. Die vergleichend-anatomischen Ergebnisse bezüglich des männlichen und des weiblichen Genitalapparates sind folgende. Der Elefant zeigt Aehnlichkeit mit Hyrax in der intraabdominalen Lage der Hoden, der Schlängelung des Vas deferens, dem Bau der COWPER'schen Drüsen, dem Mangel des Penisknochens, der Oberflächenform des Ovars und dem Längenverhältnis der Vagina. Ebenso weist das Pferd manche Aehnlichkeit im Geschlechtsapparat mit Hyrax auf, so im Vorhandensein eines Corpus Highmori, der verästelten Form der Prostata, dem Fehlen des medialen Septums zwischen den Corpora cavernosa penis und dem Fehlen des Os penis. Bei dem weiblichen Genitalsystem finden wir Aehnlichkeit mit Hyrax darin, daß der Uterus ein Uterus bicornis ist und der Muttermund rohrartig in die Vagina ragt. Ferner sind Falten in der Vagina und im Hymen vorhanden. Geringere Aehnlichkeit zeigen die Wiederkäuer im Genitalapparat mit Hyrax. Bei ihnen ist wie bei Hyrax ein Corpus Highmori ausgebildet, die Lobuli testis sind wenig deutlich zu sehen, ein Bulbus ist vorhanden. Die COWPER'schen Drüsen zeigen nur 2 Mündungen. Beim weiblichen Tier liegt nur Aehnlichkeit in der Form des Ovars, dem Vorhandensein der GARTNER'schen Kanäle und der Gestalt der Clitoris vor. Dagegen zeigen die Nager sowohl im männlichen wie im weiblichen Genitalsystem mancherlei Aehnlichkeit mit Hyrax. Viele männliche Nager ähneln Hyrax in der Gestalt des Hodens; ein Receptaculum seminis ähnlich dem des Hyrax weist *Alactaga jaculus* auf. Manche Nager ähneln Hyrax im Bau der Samenblasen, der Prostata und des Uterus masculinus. Eine wichtige Uebereinstimmung zwischen Hyrax und den Nagern liegt darin, daß die Samenblasen getrennt von den Vasa deferentia münden. Ferner sind viele Nagetiere in der Zahl der Prostata-mündungen, der Richtung des Penis, der Form der Eichel und schließlich darin Hyrax ähnlich, daß vielen ein Penisknochen fehlt. Unter den weiblichen Nagern ähneln manche in der Form des

Ovars, der Lage der Tube, der Bildung des Muttermundes, der platten Form des Uterus, der Lage der Urethramündung innerhalb der Vagina, der Divertikelbildung der Vagina, der unvollkommenen Ausbildung des Dammes, endlich in der Gestalt und Größe der Clitoris dem Klippschliefer.

Danach weist Hyrax im Bau seines Urogenitalsystemes unter den hier zum Vergleich herangezogenen Tierordnungen die meiste Aehnlichkeit mit den Nagern auf.

---

### Litteraturverzeichnis.

Die mit \* bezeichnete Litteratur ist mir gar nicht zugänglich gewesen, die mit † bezeichnete hat mir nur im Referat vorgelegen.

- 1774 PALLAS, *Spicilegia zoologica*, Tomus I, Berolini.
- 1810 CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Uebersetzt von J. F. MECKEL, Teil 3 und 4, Leipzig.
- 1829 MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie. Teil 4.
- 1830 KAULLA, H., *Monographia Hyracis*. Diss. inaug. Tubingae.
- 1832 OWEN, On the anatomy of Hyrax. *Proceed. Zoolog. Soc. London*, Part II.
- 1835 MARTIN, Notes of dissection of *Hyrax capensis*. *Proceed. Zoolog. Soc. London*, Part III.
- 1835 READ, Ueber *Hyrax capensis*. *Proceed. of the Zoolog. Soc. of London*, Part III.
- 1844 WAGNER, J. ANDR., Die Säugetiere, Supplementband, Erlangen.
- 1846 WEBER, ERNST HEINR., Zusätze zur Lehre vom Bau und den Verrichtungen der Geschlechtsteile. *Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. am Tage d. 200-jähr. Geburtsfeier Leibnitzens*, Leipzig.
- 1868 DARWIN, CH., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Uebers. v. CARUS, Bd. II, Stuttgart.
- 1870 BRANDT, I. F., Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer. *Mémoires de l'Acad. impériale des Sciences de St. Pétersbourg*, Série 7, T. XIV, St Pétersbourg.
- 1870 HYRTL, J., Das Nierenbecken der Säugetiere und des Menschen. *Wien. Denkschr. der Akad. d. Wissenschaften Wien, math.-naturw. Klasse*, Bd. XXXI, I. Abtl.
- 1872 DOENITZ, W., Ueber die Niere des afrikanischen Elefanten. *Arch. f. Anat. und Physiolog.*, 1872.
- 1873 WATSON, M., Contr. to the anatomy of the indian Elephant, *Elephas indicus*. Pl. II. Urinary and gener. organs. *Journ. of Anat. and Physiolog.*, Vol. VII (2. Ser., Vol. VI).
- 1874 GEORGE, Monographie du genre *Daman*. *Annales des Sciences naturelles*, Série 6. Zoologie, T. 1, Paris.
- 1876 BRÜMMER, J., Anatomische und histologische Untersuchungen über den zusammengesetzten Magen verschiedener Säugetiere. *Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin*, Bd. II.
- 1877 MESSING, W., Anatomische Untersuchungen über den Testikel der Säugetiere. *Inaug.-Diss. Dorpat*.
- 1877 PAGENSTECHER, H. ALEX., *Allgemeine Zoologie*, Teil 2, Berlin.



- \*1879 EICHBAUM, Studien über den Bau und die Funktion der Vesiculae seminales bei den Haussäugetieren. Vorträge für Tierärzte.
- †1879 FORBES, A., On the anatomy of the african Elephant. Proceed. of the Zoolog. Soc. of London, 1879.
- 1880 SEMPER, KAL., Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, Teil 1, Leipzig.
- 1881 PLATEAU, F., et LIÉNARD, Observations sur l'anat. de l'Eléphant d'Afrique. Bull. de l'Acad. des Sciences de Belgique An 50, Série 3, T. I.
- 1881 WATSON, M., On the anatomy of the female organs of the Proboscidea. Transactions of the Zoolog. Soc., Vol. XI, Part IV.
- 1884 KRAUSE, W., Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig.
- †1889 EDELMANN, Vergl. anatomische und physiologische Untersuchungen über eine besondere Region der Magenschleimhaut (Cardialdrüsenregion) bei den Säugetieren. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin, Bd. XV. Auch als Rostocker Inaug.-Diss.
- \* ? SAINT-LOUP, R., Sur les vésicules séminales et l'utérus mâle des rongeurs. C. R. de la Société de Biol., Série 9, T. VI, No. 1.
- †1891 TOEPFER, K., Die Morphologie des Magens der Rodentia. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVII.
- 1892 OUDEMANS, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere, Haarlem.
- \*1893 HERMANN, F., Urogenitalsystem. Anat. Hefte, Abt. II, Ergebnisse, Bd. II, 1892, Wiesbaden.
- 1894 CORDIER, I. A., Recherches sur l'anatomie comparée: sur l'estomac des ruminants. Annales des Sciences naturelles, Zoologie, T. XVI, Série 7, Paris.
- 1896 OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil 1, Jena.
- 1897 DISSELHORST, R., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, Wiesbaden.
- \* ? DISSELHORST, R., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Eine vergleich.-anat. Untersuchung. Naturwiss. Inaug.-Diss. Tübingen. Auch im Arch. wissenschaft. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. XXIII, H. 4 u. 5.
- 1897 JUNGCLAUS, FR., Der Magen der Cetaceen. Inaug.-Diss. Jena.
- 1897 OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil 2, Jena.
- 1899 TULLBERG, TYCHO, Ueber das System der Nagetiere, Upsala.
- 1900 ELLENBERGER und BAUM, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere, Berlin.

## Erklärung der Figuren.

### Tafel XXIX.

Fig. 1. Darmtractus des erwachsenen Männchens von *Hyrax syriacus*.  $\frac{1}{2}$  nat. Größe.

Fig. 2. Magen des erwachsenen Männchens von *Hyrax syriacus*.

Fig. 3. Situs des Darmtractus des Embryos von *Hyrax syriacus*, Schnauzen-Steißlänge 10,7 cm.

Fig. 4. Männliches Urogenitalsystem des erwachsenen *Hyrax syriacus* (Erklärung der Abkürzungen s. unten).  $\frac{1}{2}$  nat. Größe.

Fig. 5. Männliches Urogenitalsystem des Embryos von *Hyrax syriacus*, Schnauzen-Steißlänge 10,7 cm.  $\frac{2}{1}$  nat. Größe.

Fig. 6. Penis und Anus des Embryos von *Hyrax syriacus*, Schnauzen-Steißlänge 10,7 cm.

Fig. 7. Männliches Urogenitalsystem des Embryos von *Hyrax syriacus*, Rückenlänge ohne Kopf 4,8 cm.  $\frac{3}{1}$  nat. Größe.

Fig. 8. Weibliches Urogenitalsystem des Embryos von *Dendrohyrax*, Schnauzen-Steißlänge 15,4 cm.  $\frac{2}{1}$  nat. Größe.

### Erklärung der Abkürzungen an den Zeichnungen des Urogenitalsystemes.

*an* Anus, *cl* Clitoris, *e* Enddarm, *f* Fett, *g* Glans penis, *h* Hoden, *ha* Harnblase, *i* Integument, *l* Labium majus, *ll* Ligam. latum, *m* Mesenterium, *mi* Muscul. ischiocavernosus, *n* Niere, *na* Nabelschnur, *nar* Nabelarterie, *nh* Nebenhoden, *nn* Nebenniere, *o* Ovarium, *p* Penis, *pr* Prostata, *ppt* zurückgeschlagenes Praeputium, *rs* Receptaculum seminis, *sa* Samenblase, *t* Tasche um das Receptaculum seminis, *tu* Tube, *u* Ureter, *ur* Urethra, *ut* Uterus, *uth* Uterushorn, *vd* Vas deferens, *vdv* Vaginaldivertikel, *vr* Vena renalis.

# Die postembryonale Entwicklung der *Rhabditis nigrovenosa*.

Von

Carl Neuhaus.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Hierzu Tafel XXX—XXXII und 1 Figur im Text.

---

Als ich im Sommer 1901 die vorliegende Arbeit begann, hatte ich die Absicht, die gesamte Embryologie der *Rhabditis nigrovenosa* zum Gegenstand einer ausführlichen Untersuchung zu machen. Doch scheiterten meine Pläne bald an dem in doppelter Beziehung eigenartigen Verhalten des Materials. Einmal nämlich waren in Blastomeren jüngerer Stadien sehr selten Kernspindeln nachweisbar, und dadurch erschwerte sich die Zurückführung der älteren Stadien auf die vorhergehenden jüngeren in ganz außerordentlicher Weise. Zweitens ließen sich auch niemals die von BOVERI an *Ascaris megalocephala* eingehend studierten typischen Kernstrukturen in einer auch nur annähernd gleich deutlichen Weise sichtbar machen, und es war mir daher unmöglich, auf frühen Stadien die somatischen und Propagations-Zellen mit Sicherheit auseinanderzuhalten. Die gleichzeitig versuchte Methode der Beobachtung der Entwicklung des lebenden Eies, wie sie von GOETTE und später von ZIEGLER bei *Rhabditis nigrovenosa* angewandt worden ist, ist zu unsicher, um mit dem erstgenannten Verfahren in erfolgreichen Wettbewerb treten zu können.

Ich entschloß mich daher, von dem Studium der ersten Furchungsvorgänge abzugehen und mit demselben beim Verschuß der Gastrula einzusetzen, gleichzeitig in der Erwägung, daß die Beobachtungen von BOVERI, SPEMANN, ZUR STRASSEN u. a. an jüngeren Furchungsstadien für die ganze Klasse der Nematoden gelten dürften. Endlich auch bestimmte mich der Gedanke, daß das weitere Verhalten der fertig angelegten Keimblätter noch nicht die genügende Berücksichtigung erfahren habe, da eine eingehende Bearbeitung dieser Verhältnisse nur einmal vorliegt, nämlich in der Arbeit ZUR STRASSEN's über *Bradynema rigidum*,

einen Wurm, der jedoch unter den Nematoden eine stark abweichende Stellung einnimmt wegen seiner durch den Parasitismus bedingten Reduktion der meisten Organe.

### Material und Methode.

Das Material zu meinen Untersuchungen, *Rhabdonema nigrovenosum*, den bekannten Nematoden aus der Familie der Anguilluliden, erhielt ich ausschließlich aus der Lunge von *Rana temporaria*, in der dieser Parasit sehr häufig ist. Als biologisch interessant mag erwähnt sein, daß derselbe in einem einzigen Lungenflügel zuweilen in einer Anzahl von 25 Stück, häufig noch mit mehreren Exemplaren von *Distomum cylindraceum* zusammen, vorgefunden wurde. Fast stets waren beide Lungenflügel gleichmäßig stark infiziert. Anfangs stieß ich bei der Konservierung auf große Schwierigkeiten, die ich auf die außerordentlich derbe Eischale zurückführen möchte. Gute Resultate ergab schließlich folgende Methode: Dem Wurm wird Kopf- und Schwanzende abgeschnitten, um den Eintritt der Konservierungsflüssigkeit in die inneren Organe zu erleichtern. Es folgt 24-stündiges Einlegen in BOVERI's Pikrinessigsäure, mehrtägiges Auswaschen mit 70-proz. Alkohol. Der Wurm wurde in Querschnitte von 5  $\mu$  Dicke zerlegt, wobei natürlich der weitaus größte Teil der stets massenhaft vorhandenen Embryonen in unbrauchbarer Orientierung getroffen wurde. Sehr schöne Kern- und Dotterfärbung ergab Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Orange G. Deutlich hervortretende Zellgrenzen erhielt ich mittels Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Alaunkarmin.

Zur Kontrolle der Schnittmethode dienten Totalpräparate, die ich nach einer mir von Herrn Prof. Dr. SEELIGER empfohlenen Methode herstellte: Um Embryonen jeder Entwicklungsstufe in größerer Menge isoliert zu erhalten, werden die *Rhabdonemen* zerschnitten und zerzupft. Nach 24-stündiger Behandlung mit Pikrinessigsäure und genügendem Auswaschen mit 70-proz. Alkohol wird ein Teil des Materials in eine schwache, kaum rosa-rote Mischung von Glycerin. pur. und essigsauerm Karmin gebracht. Der Alkohol dunstet dann ab, und nach 1–2 Tagen ist die nötige Färbung eingetreten. Die Präparate sind, wie die danach hergestellten Figuren, z. B. Fig. 13, 14, 15, beweisen, vollständig durchsichtig und eignen sich vorzüglich zur Darstellung



optischer Schnitte. Da die Färbung wenig haltbar ist, so wurden die Präparate gleich in der Farbmischung untersucht, natürlich unter dem Deckglas, welches durch Haare gestützt wurde, um das Rollen zu gestatten.

Bekanntlich geht die Weiterentwicklung der die Eischale verlassenden *Rhabditis* bis zum ausgewachsenen geschlechtsreifen Tier im Mastdarminhalt des Frosches resp. im Freien vor sich. Um also derartige Stadien in größerer Anzahl zu erhalten, war es nötig, die jungen Rhabditen weiter zu züchten, und ich versuchte das mit der von LEUCKART angegebenen Methode. Dabei stellten sich jedoch stets die Embryonen anderer im Frosch lebenden Nematoden ein, die anfangs ein sicheres Erkennen der *Rhabditis* sehr in Frage stellten. Diese Züchtungsmethode modifizierte sich infolgedessen dahin, daß ich das Kulturmedium, Mastdarminhalt des Frosches und Erde gemischt, durch stärkeres Erhitzen gewissermaßen sterilisierte. Bald stellt sich in dem Gemisch die für das Fortkommen der *Rhabditis* nötige Fäulnis wieder ein, und nun erfolgt die Aussaat des durch Zerzupfen der Rhabdonemen erhaltenen Materials.

### Geschichtliches.

Es erscheint angebracht, in einem kurzen Auszuge einen Ueberblick über den gegenwärtigen Stand der entwicklungsgeschichtlichen Nematodenforschung zu geben, da ich bei Schilderung meiner Befunde gezwungen bin, mich auf die Angaben der früheren Autoren über die jüngeren Embryonalstadien zu stützen. Bahnbrechend waren hier die exakten Untersuchungen BOVERI's (1892), denen sich dann ZUR STRASSEN (1894) in den meisten Punkten anschloß. 1899 erschien dann eine neue, größer angelegte Arbeit BOVERI's. Da diese zugleich weiter geht als die ZUR STRASSEN's, so wird es genügen, wenn ich die Resultate derselben in einigen Worten zusammenfasse:

BOVERI geht aus von einer eigentümlichen Kerndifferenzierung während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala* (univalens). Während der Karyokinese tritt nämlich in bestimmten Furchungszellen nach der Schleifenbildung eine Chromatindiminution in der Weise ein, daß 1) von jedem bandförmigen Chromosom die verdickten Enden abgestoßen werden und untergehen und 2) der übriggebliebene Teil des Bandes in kurze

Stäbchen zerfällt. Es sind in derartigen Blastomeren nach der Teilung kleine Kerne vorhanden, und diese Zellen sind, da sie später zum Aufbau des Körpers verwandt werden, als „somatische“ zu bezeichnen ( $S_{1-5}$ ). Dagegen ist das Teilungsprodukt, welches durch alle Stadien der Furchung hindurch seine ursprüngliche Kernstruktur bewahrt, die „Propagationszelle“ ( $P_{1-5}$ ).

Das Ei tritt also in 2 Blastomeren  $P_1$  und  $S_1$  (2-zelliges Stadium). Nun tritt  $S_1$  in Teilung; dabei erfolgt die Diminution des Chromatins; nun teilt sich  $P_1$  in  $P_2$  und  $S_2$  (4-zelliges Stadium). Beim Uebergang vom 4-zelligen zum 8-zelligen erleidet der Kern von  $S_2$  die Chromatinreduktion. Gleichzeitig teilt sich auch  $P_2$ , und zwar in  $P_3$  und  $S_3$  (8-zelliges Stadium). Es folgt die nächste Teilungsperiode und dabei reduziert  $S_3$  den Chromatinbestand (16-zelliges Stadium). Die Propagationszelle ( $P$ ) teilt sich nun nach BOVERI noch zweimal ( $P_3$  in  $P_4$  und  $S_4$ ,  $P_4$  in  $P_5$  und  $S_5$ ), und jedesmal tritt an der Somazelle bei der nächsten Teilung die Chromatinreduktion ein.  $P_5$ , also die 6. Generation, wenn man das Ei als 1. rechnet, teilt sich nun in die beiden Urgeschlechtszellen, die also die 7. Generation bilden würden. Nach ZUR STRASSEN dagegen entstehen sie bereits als 6. Generation. Das ist eine Streitfrage, die uns hier nicht weiter beschäftigen kann. Es bleibt nur noch einiges über das Verhalten der Somazellen hinzuzufügen: Aus  $S_1$  wird Ektoderm, aus  $S_2$  Entoderm, Mesoderm und Stomatodäum,  $S_3$  liefert wieder Ektoderm, desgl.  $S_4$  und  $S_5$ , während ZUR STRASSEN schon die BOVERI'schen  $S_5$  und  $P_5$  als Urgeschlechtszellen auffaßt.

## 1. Die Vorgänge beim Verschuß der Gastrula.

Auf dem Stadium der Entwicklung unseres Nematoden, welches GOETTE als Sterrogastrula bezeichnet hat, besitzt der Embryo bei Betrachtung von der ventralen und dorsalen Seite eine länglich-ovale Gestalt, deren Gleichmäßigkeit jedoch in der Profilsicht dadurch gestört wird, daß die ventrale Begrenzung nicht, wie die dorsale, eine Erhebung nach außen, sondern eine Einbuchtung nach innen darstellt (Kahnform) und infolgedessen der dorsalen in ihrem größeren mittleren Abschnitt fast parallel wird. Deutlich tritt das auf Sagittalschnitten hervor (Fig. 1a und 1b). Die Einbuchtung an der Ventralseite wird dadurch herbeigeführt, daß in dieser Gegend der Verschuß der Gastrula

vor sich geht, indem die Anlagen des inneren und mittleren Keimblattes, sowie des Stomatodäums in die Tiefe rücken und von den Seiten her durch das überwuchernde Ektoderm von der Außenwelt getrennt werden. Der Blastoporus, der beim Beginn der Gastrulation eine ovale Form besaß, nimmt im weiteren Verlauf derselben allmählich eine unregelmäßige Lanzettform an, deren Spitze nach dem vorderen, deren rundlicher Teil nach dem hinteren Körperende zu gelegen ist.

Fig. 1a stellt den medianen, Fig. 1b den benachbarten Sagittalschnitt durch ein solches Stadium dar. In beiden Zeichnungen hebt sich das Ektoderm sehr deutlich von den benachbarten Zellkomplexen ab; während es auf der Ventralseite, soweit es hier schon vorhanden ist, denselben dicht anliegt, entfernt es sich dorsal und vorn davon und läßt so einen Zwischenraum entstehen, das Blastocöl oder die primäre Leibeshöhle. Sehr richtig bezeichnet GOETTE den Unterschied zwischen einer Coelogastrula und dieser Sterrogastrula nur als einen graduellen, denn, wenn auch auf diesem Stadium das Blastocöl keine starke Ausdehnung besitzt, so ist es doch immerhin deutlich vorhanden.

Um nun auf die Analyse der in die Tiefe rückenden Zellen näher einzugehen, so ist von vornherein klar, daß auf einem medianen Sagittalschnitt und seinem Nachbarschnitt der größte Teil der getroffenen Zellen dem Entoderm angehören muß; diese entodermalen Elemente heben sich von einem anderen Teil des eingesenkten Materials, nämlich den kleinen dotterarmen Stomatodäumzellen, sofort durch ihre Größe und ihren reichen Dottergehalt scharf ab. Schwieriger ist die Trennung von den auf diesen Schnitten ebenfalls getroffenen beiden Urgeschlechtszellen. Hier sind es die letzteren, die durch intensive Dotterfärbung auffallen und sich dadurch von den sie auf 3 Seiten umgebenden Entodermzellen unterscheiden, wenn dieser Unterschied auch nicht so markant ist, wie der zwischen den oben verglichenen Zellgruppen. Der stärkere Gehalt an Dotterschollen ist zu erklären mit der geringeren Schnelligkeit in der Aufeinanderfolge der Teilungen gegenüber den gerade auf dem Gastrulastadium sich lebhafter vermehrenden Entodermzellen. Aber noch ein Punkt ist es, der scharf in die Augen springt und die Trennung beider Gruppen sehr erleichtert, nämlich die Größe der Zellkerne und die Anordnung des Chromatins in denselben. Während der Kern der ruhenden Entodermzellen eine gleichmäßig feine Verteilung des Chromatins aufweist, ist der Kern der Urgeschlechtszellen zunächst



bedeutend reicher an Chromatin, und dieses ist in ihm nicht in feiner Verteilung, sondern in größeren Körnchen und Klümpchen suspendiert. Außerdem ist der Kern der Urgeschlechtszelle durch seine Größe ausgezeichnet, er ist der größte des ganzen jungen Organismus. Infolge seines Chromatinreichtums ist ihm eine sehr distinkte, scharfe Färbbarkeit eigen. Deutliche Nucleoli sind sowohl in den Kernen der Entoderm- als auch der Urgeschlechtszellen wahrnehmbar, und zwar sind die Nucleoli der letzteren bedeutend größer, so daß die Urgeschlechtszellen schon hier ein keimbläschenähnliches Aussehen besitzen. Diese histologischen Differenzen treten natürlich auf älteren Stadien noch deutlicher hervor, wenn die Entodermelemente sich weiter geteilt haben, die Urgeschlechtszellen aber noch in der Zweizahl vorhanden sind.

Die Entodermzellen sind infolge ihrer rapiden Vermehrung die dotterärmsten des Embryos; sie besitzen einen Kern, den sein starker Chromatingehalt sehr tinktionsfähig macht. Ebenso verhalten sich die Zellen der Schlundanlage und bezüglich der Kerne auch die Zellen des mittleren Keimblattes, doch stehen letztere, was den Dottergehalt anlangt, auf einer Mittelstufe zwischen Ektoderm und Entoderm. In den letzten Ausführungen ist auch die Erklärung dafür enthalten, daß alle diese histologischen Unterscheidungsmerkmale besonders deutlich erst nach dem Verschluß der Gastrula, d. h. nach einer weiteren Reihe von Teilungen, sich bemerklich machen, während sie vorher weniger zuverlässig zur Bestimmung der einzelnen Keimblattanlagen verwandt werden können.

Was mich bewog, in Fig. 1b die vorderste und hinterste der vom Ektoderm umschlossenen Zellen dunkelblau, d. h. mit der Farbe des Mesoderms, einzutragen, waren weniger Unterschiede in der Struktur gegenüber den Entodermzellen, als vielmehr die Erwägung, daß seitlich von der kleinzelligen Stomatodäumanlage der Fig. 1a nichts anderes vorhanden sein kann als mesodermale Elemente und ferner, daß am hinteren Körperende es nicht Entoderm-, sondern nur Mesodermzellen sein können, die mit dem Ektoderm in Verbindung treten. Um die Richtigkeit dieses Gedankens zu verstehen, wolle man sich die Verhältnisse in der allerdings einem etwas älteren Stadium entnommenen Fig. 6a klar zu machen. Das endlich in Fig. 1a im vorderen Abschnitt des Präparates enthaltene kleinzellige Material kann nichts anderes darstellen als die Abkömmlinge der, wie wir jetzt wissen, schon auf frühen Embryonalstadien präformierten Stomato-



däumzellen. Daß die Entodermzellen vor diesen in die Tiefe versenkt worden sind, beweist die Thatsache, daß die Schlundanlage nach hinten zu unter das Entoderm vorspringt.

Das nächst ältere Stadium ist in Fig. 2 wiedergegeben. Der Blastoporus nimmt die Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel des Embryos ein; in ihm sind die großkernigen Urgeschlechtszellen sichtbar. Einem ungefähr gleichalterigen Stadium sind die Figg. 3 und 4 entnommen. Erstere zeigt, wie sich das Ektoderm gerade über den hinteren Teil der Stomatodäumanlage hinübergeschoben hat. In Fig. 4 ist der Blastoporus im Bereich der Urgeschlechtszellen noch offen. Das Ektoderm stößt von beiden Seiten an sie heran. Während des weiteren Verlaufes der auf den Verschluß der Gastrula hinzielenden energischen Ausbreitung des Ektoderms sind auch die einzuschließenden Teile nicht untätig. Denn wie aus einem Vergleich zwischen den Figg. 3 und 4 einerseits und den einer Serie entstammenden Figg. 5a, b, c, andererseits hervorgeht, haben sich inzwischen das Entoderm und noch stärker das Mesoderm bei gleichzeitiger Teilung ihrer Zellen tiefer nach dem Rücken zu vorgeschoben. Besonders auffällig ist die Vermehrung der Mesodermzellen. Während früher auf einem Schnitt nur eine sichtbar war, erscheinen jetzt 3—4 jederseits, und kurz vor dem Verschluß der Gastrula legen diese sich kappenförmig über die Urgeschlechtszellen hinüber und heben so die Verbindung derselben mit dem Ektoderm auf. Während sich so das Mesoderm zwischen Urgeschlechtszellen und Ektoderm hineindrängt, richten sich die beiden ersteren schräg nach vorn und dorsal zu auf und werden in dieser Lage von Mesoderm und Ektoderm schließlich überdeckt (Fig. 5b). Der letzte Rest des schon auf das hinterste Körperdrittel beschränkten Blastoporus verschwindet dann langsam.

Ursprünglich nahm der Urmund die ganze Ventralseite ein und zeigte ovale Gestalt, später erscheint er unregelmäßig lanzettförmig, und in seinem hinteren Abschnitt liegen die beiden Urgeschlechtszellen. Das sich rasch ausbreitende Ektoderm stößt zuerst seitlich an diese; bald aber wird auch der vor ihnen sich ausbreitende freie Raum überdeckt, so daß die Urgeschlechtszellen allseitig vom äußeren Blatt umschlossen werden. Die Stelle, an der der Blastoporus zuletzt sich schließt, entspricht also der Lage der Urgeschlechtszellen, d. h. der Grenze zwischen dem mittleren und hinteren Drittel des Embryos (denn Fig. 4 stellt den 7. von 11, Fig. 5b den 7. von 12 Schnitten, von vorn nach hinten ge-

zählt, dar). Diese Verhältnisse zeigt auch Fig. 2, die eine Totalansicht eines solchen Stadiums darstellt. Die Länge des Embryos auf den beschriebenen Stadien beträgt  $6\ \mu$ , seine Breite  $30\ \mu$ , seine Tiefe etwa  $25\ \mu$ .

Mit diesen Feststellungen bringe ich mich in verschiedene Widersprüche mit den Angaben früherer Beobachter der Nematodenentwicklung, doch bemerke ich, um Mißverständnissen aus dem Wege zu gehen, von vornherein, daß die Unterschiede in den meisten Fällen durch die Verschiedenartigkeit des untersuchten Materials bedingt sein dürften. In der Regel werde ich mich daher auf einen kritiklosen Vergleich der einzelnen Befunde zu beschränken haben.

Die Frage, ob bei der eigenartigen Gastrulation der Nematoden eine Invagination oder Epibolie vorliegt, ist schon von BOVERI zu Gunsten der letzteren entschieden worden, und zwar mit Recht, weil das hervorstechendste Merkmal bei dem ganzen Vorgang doch die umwachsene Thätigkeit des Ektoderms ist, jedenfalls gegenüber dem mehr passiven Verschwinden der anderen Keimblattanlagen stärker hervortritt.

Eine in der einschlägigen Litteratur überall ventilirte Frage ist die: Wie schließt sich der Blastoporus, welche Form hat er dabei auf den einzelnen Stadien des Verschlusses und wo ist sein letzter Rest nachweisbar?

BÜTSCHLI schildert das Verhalten des Blastoporus auf den einzelnen Stadien folgendermaßen: „Die Zusammenkrümmung der ehemaligen Zellplatte macht immer größere Fortschritte, die freien Ränder nähern sich bis auf eine schmale, offene Spalte, um schließlich, wie ich annehmen zu dürfen glaube, bis auf eine an einem Ende des nun etwas länglichen, drehrunden Embryos gelegene Oeffnung, die ich als spätere Mundöffnung betrachte, zu verschmelzen.“

GANIN hat bei *Pelodera teres* nur eine „kleine äußere Vertiefung an der Bauchfläche“ beobachtet. „welche der Einstülpung der Gastrula entspricht“.

GOETTE giebt in seiner Arbeit über *Rhabditis nigrovenosa* an, daß die Gestalt des Prostoma aus einer gestreckten in eine spaltförmige übergeht, die dann bei weiterer Annäherung der Ränder zu einer feinen medianen Naht werde. Der Verschluss sollte dann von hinten nach vorn fortschreiten und am Vorderende zuletzt „eine kleine Oeffnung übrig bleiben“. „Dieser letzte Rest des spaltförmigen Prostoma . . . . verwandelt sich durch eine

konzentrische Zusammenziehung des umgebenden Ektoderms, welche sich in der radiären Stellung der betreffenden Zellen zu erkennen giebt, in ein rundes Loch (Fig. 27), und dieses bleibt, bevor es durch die fortdauernde Zusammenziehung völlig verschwindet, anscheinend länger offen, als es bei dem einfachen Spalt der Fall gewesen wäre.“ Diese Stelle soll ungefähr da liegen, wo der spätere Mund durchbricht, und GOETTE bringt sie deshalb mit einer im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren gegangenen vorderen Darmöffnung in Zusammenhang. Diese Befunde sind so grundverschieden von den meinigen, daß eine Diskussion darüber ausgeschlossen ist und ich annehmen muß, daß GOETTE durch die unzulängliche Untersuchungsmethode der Beobachtung der Entwicklung des lebenden Eies sich hat täuschen lassen. Jedenfalls kann ich in meinen zahlreichen Schnitt- und Totalpräparaten keinen einzigen Anhaltspunkt für seine Angaben finden.

HALLEZ sagt: „Il est hors de doute, que cette ouverture se ferme d'une manière générale d'arrière en avant. Le prostome se ferme en definitive en un point, qui correspond, non pas à l'extrémité céphalique, mais en dessous de la ligne, qui limitera au stade suivant le lobe céphalique.“

Nach STRUBELL soll bei *Heterodera Schachtii* der Verschuß des Blastoporus von hinten nach vorn vor sich gehen, wo eine Lücke zurückbleibt in Gestalt eines „rundlichen Spaltes“, der den „Ueberrest des Prostoma“ bildet. ZUR STRASSEN beschreibt bei *Bradynema rigidum* den Verschuß des Blastoporus an der Grenze des ersten Körperdrittels.

Mit ZIEGLER (ebenfalls *Rhabditis nigrovenosa*) finde ich mich bezüglich des Verschlusses der Gastrula trotz seiner nicht sehr genauen Angaben in Uebereinstimmung, doch giebt auch er in einer Anmerkung an, „daß zur Zeit, wo der Blastoporus sich schließt, im vorderen Teil des Embryos eine Einsenkung vorhanden ist, welche durch die Bildung des Oesophagus veranlaßt ist“. Wenn etwas derartiges vorhanden wäre, dann müßten die Serienschnitte, denen meine Zeichnungen 5a, b, c, entnommen sind, doch etwas davon enthalten. Ich habe jedoch stets vergeblich danach gesucht und immer gefunden, daß die die Schlundanlage darstellenden Zellen mit den Entoderm- und Urgeschlechtselementen ganz in die Tiefe rücken und vom Ektoderm überwachsen werden. Da ZIEGLER dieselbe Untersuchungsmethode geübt hat wie GOETTE, so möchte ich auch hier der Methode Schuld geben.



Bei *Strongylus paradoxus* läßt WANDOLLECK den Verschluß des „schlitzförmigen Blastoporus“ von hinten nach vorn vor sich gehen, bestreitet aber eine Nahtbildung (wie sie GOETTE geschehen haben wollte) ganz entschieden; bezüglich des „Loches“ am Vorderende dagegen wiederholt er fast wörtlich die Angaben GOETTE's. Daß diese Angaben über den Verschluß der Gastrula auf einem Irrtum beruhten, wies bereits bald darauf SPEMANN nach: „Meine Figg. 17 und 18 zeigen, daß das Ektoderm von vorn und von den beiden Seiten ziemlich gleichmäßig heranrückt und fast genau in der Mitte der Bauchseite zusammenschließt.“ Diese Angaben, wie auch diejenigen BOVERI's (*Ascaris megalocephala*) decken sich mit den meinigen; nur das Verschwinden des letzten Restes des Blastoporus lassen sie mehr in der Mitte der Bauchseite vor sich gehen, eine geringe Abweichung, die nur nebensächlicher Natur ist. Dagegen bezeichnet BOVERI als letzten Rest des Blastoporus nicht die nach innen von der Oberfläche der Urgeschlechtszellen begrenzte Lücke im Ektoderm, sondern den zu dieser Zeit schon verschwundenen dreieckigen Raum vor den Urgeschlechtszellen. Es erscheint mir zweckmäßiger, auch noch das folgende Stadium als Gastrula aufzufassen, auf dem man zwar keine offene Verbindung zwischen Ekto- und Entoderm mehr feststellen kann, wo aber die Lücke im Ektoderm, durch die man die Urgeschlechtszellen sieht, noch vorhanden ist. Und diese ist doch in der That der letzte Rest der ursprünglich die ganze Bauchfläche einnehmenden großen Oeffnung im Ektoderm, die wir eben als Blastoporus bezeichneten.

Ich muß schon an dieser Stelle eine Organanlage behandeln, die zwar bei *Rhabditis nigrovenosa* auf dem Gastrulastadium nicht mehr in der oberflächlichen Schicht liegt, der aber von ZUR STRASSEN und BOVERI für *Ascaris megalocephala* eine sehr wesentliche Bedeutung beim Gastrulationsprozeß zugesprochen wird. Ich meine die Stomatodäumanlage. Ich finde dieselbe als kleinzelliges Material, welches sich während des Verschlusses der Gastrula aus wenigen bestimmt gelagerten Zellen durch rege Teilung entwickelt hat, vom Ektoderm überwachsen und in das Blastocöl versenkt. Auf der Ventralseite füllt sie dessen vorderes Drittel aus, nach der dorsalen verjüngt sie sich und ist hier nur im vordersten Teil der Leibeshöhle vorhanden, während ihr hinterer Abschnitt vom Entoderm überlagert wird (Fig. 1a, 3). Fig. 3 läßt deutlich erkennen, wie die Stomatodäumanlage durch die von den Seiten hinüber tretenden Ektodermzellen bereits von der Außenwelt abgeschlossen



worden ist. Auf das weitere Verhalten dieser Schlundanlage wird weiter unten eingegangen werden, hier war sie nur so weit in Betracht zu ziehen, als ein prinzipieller Gegensatz zu der *Ascaris megalocephala* nach den Angaben von ZUR STRASSEN und BOVERI vorhanden zu sein scheint. ZUR STRASSEN giebt nämlich an, daß die Stomatodäumzellen nur zur Hälfte, nämlich 4 Stück, beim Verschuß der Gastrula in die Tiefe versenkt werden, wie alle anderen Organanlagen, daß dagegen die 4 jüngeren im Ektodermverbände liegen bleiben und so die Oberfläche der Gastrula bilden helfen. Während ZUR STRASSEN auf diesem Punkte seine Betrachtung abschließt, geht BOVERI weiter und schildert noch das Entstehen einer erst leichten Einziehung in der Längsrichtung des Embryos, die zu einer Einstülpung sich vergrößert und die Bildung des Stomatodäums darstellt. Diese nach hinten bis hinter die Urgeschlechtszellen reichende Einziehung führt dann auch diese Zellen mit in die Tiefe, und erst dann werden sie vom Ektoderm überdeckt. Ein derartiges Vorkommen muß ich für *Rhabditis nigrovenosa* mit aller Entschiedenheit in Abrede stellen; die Anlage des Stomatodäums wird wie diejenige aller anderen Organe vom Ektoderm überdeckt. Der eventuelle Einwand, ich könnte den von BOVERI beschriebenen Vorgang übersehen haben, muß in Rücksicht auf meine zahlreichen Schnittpräparate jedes Stadiums als ungerechtfertigt erscheinen. Auffällig ist nur, daß sich solche Verschiedenheiten in der Klasse der Nematoden ausbilden konnten.

Eine Angabe GOETTE's bedarf noch der Berichtigung. GOETTE spricht nämlich auf p. 65 davon, daß „zwischen den Entodermzellen eine mediane Spalte entsteht, welche sich zu einer, wenngleich vergänglichen, Urdarmhöhle erweitert“, und bildet dementsprechend auch eine ganz ansehnliche Urdarmhöhle in seinen überaus schematischen Figg. 24, 26, 29 ab. Wie gesagt, ist ein derartiges Auseinanderweichen der Entodermzellen nicht einmal andeutungsweise vorhanden, im Gegenteil schließen die Entodermzellen in der Achse vollständig lückenlos aneinander an.

## 2. Die Anlage des Stomatodäums.

BOVERI macht, wie erwähnt, die Angabe, daß die schon auf frühen Stadien angelegten Stomatodäumzellen beim Verschuß der Gastrula im Ektoderm liegen bleiben und sich hier zunächst vermehren. Demgegenüber soll nach ZUR STRASSEN nur die Hälfte

dieser Zellen an der Oberfläche der Gastrula liegen bleiben, die andere dagegen in die Tiefe verlagert werden. Er verfolgte aber die Bildung des Schlundes nicht weiter und spricht nur die Vermutung aus, daß sich weiter keine anderen Zellen an derselben beteiligen. BOVERI beschreibt dagegen in der Region, in der die „Stomatoblasten“ liegen, die schon oben erwähnte Einsenkung, die sich vertieft und nun als Rinne an der Ventralseite markiert. Eine von hinten nach vorn vorwachsende „Ektodermlippe“ soll dann diese Einstülpung überwuchern und ins Innere des Embryos verschieben. Diese Einstülpung stellt dann den Schlund dar. BOVERI neigt nun auf Grund seiner Figuren zu der Annahme, daß bei der Bildung des Stomatodäums auch Ektoderm mit in die Einstülpung hineingezogen werde; das ist eine Frage, die, wie mir bei Betrachtung der Zeichnungen BOVERI's scheinen will, bei *Ascaris megalcephala* überhaupt nicht mit Sicherheit zu entscheiden sein wird, weil eben keine scharfe Grenze zwischen beiden Zellkomplexen gegeben ist, sondern der eine in den anderen übergeht.

In dieser Beziehung stellt *Rhabditis nigrovenosa* jedenfalls ein viel deutlicheres Objekt dar, denn wie ich schon beim Verschuß der Gastrula dargethan habe, wird alles, was später im Innern des Körpers liegen soll, vom Ektoderm umschlossen und so auch die Stomatodäumanlage. Die eingeschlossenen, sich lebhaft teilenden Stomatodäumzellen liegen anfangs unregelmäßig angeordnet im vorderen Drittel der primären Leibeshöhle. Diese regellose Anordnung der einzelnen Zellen wird jedoch bald von einer vollkommen geordneten ersetzt, denn wir sehen (Fig. 5a), wie die Stomatodäumzellen zur Bildung einer zweischichtigen Platte zusammentreten, welche median im vorderen Drittel des Embryos liegt, ventral dem Ektoderm aufsitzt, die dorsale Wand desselben jedoch nicht erreicht. Ebenso läßt sie lateral zwischen sich und dem Ektoderm breite Lücken frei, die aber zum größten Teil vom Mesoderm eingenommen werden. Die beschriebene zweischichtige Platte entfernt sich nun allmählich von der ventralen Wand des Ektoderms und nimmt dabei immer mehr die Form eines kurzen massiven Cylinders an, der sich vom Vorderende des Embryos bis zum Beginn des entodermalen Darmes durch die primäre Leibeshöhle erstreckt. Diese Abrundung wird dadurch herbeigeführt, daß die beteiligten Zellen sich radiär um eine Längsachse anordnen und so die Form abgestutzter Pyramiden annehmen. Ein Hohlraum, wie ihn BOVERI für *Ascaris megalcephala* angiebt, fehlt sowohl auf allen bisherigen als auch noch

viel späteren Stadien der Schlundanlage. Die Richtigkeit aller dieser Angaben beweisen die Figg. 5a, 6a, 6b, 7, 10, 11, 18. Wenn ich oben von einer sich bis zum Vorderende des Wurmes erstreckenden Stomatodäumanlage sprach, so bleibt zu bemerken, daß dieselbe nicht in der Mitte der Scheitelfläche mit dem Ektoderm in Verbindung tritt, sondern kurz vorher nach der Ventralseite abbiegt, wie es die Figg. 6a, 6b, 7 anschaulich machen. Unterdessen haben auch alle anderen Zellen, auch die des Ektoderms sich vermehrt und regelmäßig angeordnet, und es erfolgt nunmehr die Streckung des Embryos. Diese Streckung in die Länge ist mit einer Verminderung des Querdurchmessers verbunden und vollzieht sich wohl am auffälligsten an der Schlundanlage, deren Form dabei immer schlanker wird (Fig. 7, 12 u. s. w.). Das Vorderende der Schlundanlage verlötet mit dem Ektoderm. An dieser Stelle, die, wie oben gesagt, der anfangs ventralen Seite genähert lag, bildet sich dann eine dellenförmige Einsenkung aus, und nun tritt mit dem Beginn des Wachstums eine allmähliche Verschiebung derselben gegen die Spitze des Wurmes ein (Fig. 13, 14), so daß schon auf dem der Fig. 15 entsprechenden Stadium ihre definitive Lage in der Mitte der Scheitelfläche des Wurmes erreicht ist. Erst verhältnismäßig spät macht sich an der schon beträchtlich gestreckten Schlundanlage eine Einschnürung bemerkbar (Fig. 19), so daß vor und hinter derselben zwei Verdickungen entstehen, von denen besonders die hintere, an das Ektoderm stoßende, durch ihre Mächtigkeit hervortritt und sich scharf gegen letzteres absetzt. Diese Verdickungen stellen die späteren Pharyngealbulbi dar; der vordere flacht sich bei zunehmender Streckung wieder mehr ab und geht in eine Spindelform über, während der hintere auch beim ausgebildeten Wurm noch seine kurze, kugelige Form besitzt und sich gegen den Darm mit einem scharfen Kontur abgrenzt, so daß das Gesamtbild des fertigen Schlundes das einer kurz vor dem verdickten Ende etwas eingeschnürten Keule ist.

Die Entstehung und das weitere Schicksal der Schlundanlage ist schon von GOETTE ziemlich eingehend behandelt worden. Nach ihm zerfällt der Verdauungstraktus in vier Teile: Vorder-, Mittel- und Enddarm, alle drei entodermaler Abkunft, zu welchen am Vorderende noch der Schlund hinzutritt, der aus einer Einsenkung des Ektoderms hervorgeht, die dann trichter- und grubenförmig wird und dann in den Vorderdarm durchbricht. „Doch verwischt sich . . . in kurzer Zeit die Grenze zwischen der ektodermalen



Einstülpung (Schlund) und dem entodermalen Darmteile (Vorderdarm), und bei den zum Ausschlüpfen reifen Tieren erscheint der ganze vordere Darmteil als eine einheitliche Bildung mit einer hinteren kugeligen und einer spindelförmigen vorderen Anschwellung.“ Allein die in dem letzten Satze niedergelegte Beobachtung der gleichmäßigen Beschaffenheit des Schlundes und sogenannten Vorderdarmes (von dem GOETTE selbst zugiebt, daß er damit den 2. Pharyngealbulbus meine), hätte doch Zweifel in ihm entstehen lassen müssen, ob denn zwei sich so ähnliche Organabschnitte wirklich aus verschiedenen Anlagen hervorgehen konnten. Irrtümlich ist auch die Angabe, daß im Vorderdarme das Lumen des Urdarmes erhalten bleibe, während es im Mittel- und Hinterdarm mit zunehmender Streckung wieder verschwinde. Ich habe schon oben gezeigt, daß ein Urdarmlumen überhaupt niemals vorhanden gewesen ist.

Die Arbeit WANDOLLECK's lehnt sich auch in diesem Punkte wieder so an die GOETTE's an, daß ich nach dem Vergleich der Befunde dieses letzteren Forschers mit den meinigen eine Widerlegung auch seiner Angaben mir versagen darf.

ZUR STRASSEN erkannte schon, daß die beiden ersten Abschnitte des Digestionstraktus nicht, wie GOETTE will, getrennt aus Ekto- und Entoderm ihre Entstehung nehmen, sondern auf Grund ihrer übereinstimmenden histologischen Merkmale als einheitliche Bildung aufzufassen sind, und zwar spricht er sich, da er von der Präformierung dieser Anlage noch nichts wußte, für eine Abstammung vom mittleren Keimblatte aus. Die späteren Untersuchungen haben ihm ja insofern recht gegeben, als durch sie die gemeinsame Abstammung sowohl des Mesoderms als auch des Stomatodäums von einer einzigen Zelle erwiesen wurde. Eine Beteiligung des Ektoderms an der Schlundbildung möchte ich nur soweit als vorhanden annehmen, als es sich um den erst später auftretenden, beim ausgewachsenen Tier von parallelen geraden Wandungen begrenzten Mundbecher handelt, dessen Chitinauskleidung so kontinuierlich in die Cuticula der Körperoberfläche übergeht, daß man den Eindruck bekommt, daß an ihrer Bildung eine geringe Ektodermeinsenkung beteiligt sein muß.

### 3. Das Ektoderm und seine Derivate.

Wie gelegentlich schon erwähnt, bildet das Ektoderm unmittelbar nach dem Verschuß der Gastrula die noch überall einschichtige äußere Hülle des Embryos. Die Zellen dieses Keimblattes lassen



in den verschiedenen Körperregionen beträchtliche Unterschiede in Größe und Inhalt erkennen; diejenigen des Hinterendes sind nämlich umfangreicher und zeichnen sich durch reichen Dottergehalt vor denen der übrigen Körpergegenden aus. Daher erscheinen die Zellen dieses „tertiären und quaternären Ektoderms“ früherer Beobachter bei Färbung mit Orange G intensiv ockerfarben. Kernstruktur und Chromatingehalt sind dagegen überall gleich. Diese histologischen Verschiedenheiten gleichen sich nun bei zunehmendem Wachstum während der folgenden Zellteilungen allmählich aus, doch lenkt nun ein anderer Vorgang im vorderen Körperabschnitt unsere Aufmerksamkeit auf sich. Auf der linken Seite der Fig. 9 sieht man nämlich, wie einige Ektodermzellen nur noch mit spitzen Fortsätzen die Körperfläche berühren und sich mit ihrem breiten Teil verhältnismäßig weit nach innen, dem Mesoderm zu, vorwölben. Die eine dieser Zellen hat den Zusammenhang mit der Außenseite des Embryos schon ganz aufgegeben. Sie stellt das bei der Teilung einer Ektodermzelle nach der primären Leibeshöhle zu abgeschnürte Element dar. Auf der rechten Seite spielt sich ein solcher Vorgang gerade ab, indem die Teilungsrichtung parallel zur Oberfläche des Embryos verläuft. Die diese Zellen vom Stomatodäum trennende Zellplatte stellt, wie aus einem Vergleich mit Fig. 6a ohne weiteren Beweis hervorgeht, den auf einem Querschnitt getroffenen Mesodermverband dar. In der Fig. 6a ist derselbe Wucherungsprozeß im Ektoderm im Frontalschnitt getroffen; wenn auch infolge der angewandten Färbung die Zellgrenzen nicht gut sichtbar geworden sind, so tritt doch besonders auf der einen Seite des Präparates die Zweischichtigkeit des Ektoderms deutlich hervor. Im Anschluß an Fig. 6a und 7 habe ich nur von einer „lateralen“ Ektodermwucherung gesprochen, doch muß ich schon hier hervorheben, daß wir außer dieser noch eine zweite, an der Ventralseite einsetzende, zu unterscheiden haben. Dieser letzteren gebe ich, um Verwechslungen vorzubeugen, wegen ihres späteren Verhaltens die Bezeichnung „ventrolaterale“ Ektodermwucherung.

Um ein klares Bild der auf den ersten Blick etwas verwickelten Lageverhältnisse zu geben, ist bei jedem Schnitt die Angabe erforderlich, aus welcher Region des Kopfabschnittes er stammt. Außerdem werde ich vergleichend auf die zugehörigen Totalbilder verweisen. Ich kehre nun zur Betrachtung der lateralen Wucherung zurück. Fig. 10, der zweite Schnitt einer Serie von 4 Schnitten durch den Kopfabschnitt eines etwas älteren Stadiums

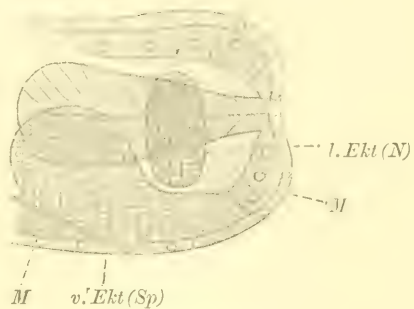
als das der Figg. 6a und 7, zeigt eine Weiterbildung der lateralen Ektodermwucherung insofern, als diese [schon aus einer größeren Zahl von Zellen besteht, die in ihrer Gesamtheit deutlich die Tendenz erkennen lassen, sich in dorsaler Richtung zwischen Mesoderm und Schlund einzuschieben. In Fig. 11, die den 3. Schnitt einer Serie von 5 Schnitten durch den Kopfabschnitt eines der Fig. 14 entsprechenden Embryos wiedergibt, sieht man, daß die laterale Wucherung auf die Seitenwände beschränkt ist, sich aber jederseits nach der dorsalen Seite etwas weiter vorgeschoben hat. Scharf grenzt sie sich gegen das Mesoderm ab, desgleichen trennt eine deutliche Lücke sie von der sofort zu erklärenden ventrolateralen Wucherung.

Während in Fig. 9 noch nichts von letzterer zu erkennen war, ist dieselbe in dem ventralen Abschnitt der Fig. 10 schon vorhanden, doch läßt ihre geringe Mächtigkeit und der Vergleich mit Fig. 9 den Schluß zu, daß sie etwas später als die laterale Wucherung einsetzt. Mehrschichtig schon finden wir sie Fig. 11 wieder, wo sie weit gegen den Schlund vorspringt. Untersucht man die folgenden Schnitte der Serie, so findet man auf dem nächsten, daß diese ventrolaterale Wucherung an der seitlichen Kopfwand links und rechts emporsteigt und eventuell schon in zwei seitliche Hälften sich geteilt hat (Fig. 18). In dieser Figur — der betreffende Schnitt ist etwas schräg von rechts nach links geführt — ist zugleich auf der rechten Seite das hintere Ende der lateralen Wucherung erkennbar, von der ventrolateralen auch hier durch einen Zwischenraum getrennt. Einen noch weiter nach hinten gelegenen Schnitt ist Fig. 20 entnommen, wo der Zwischenraum zwischen den beiden Partien der ventrolateralen Wucherung sich bedeutend verbreitert hat und bis auf zwei Spalträume von Mesoderm erfüllt ist. Daß die ventrolaterale Wucherung auch weiter nach vorn reicht als die laterale, zeigen die ersten Schnitte der Serie, ihre Ausdehnung nach hinten erläutert Fig. 12. Man sieht darin, daß das hintere Ende der ventrolateralen Wucherung mit dem des Schlundes ungefähr zusammenfällt. Der Schnitt, den Fig. 12 abbildet, ist in frontaler Richtung etwas schräg geführt, denn auf der einen Seite ist außer der lateralen auch die ventrolaterale Wucherung, auf der anderen dagegen auch der dorsale Teil der ersteren getroffen. Mit dem Auftreten der beiden Ektodermwucherungen sind Verschiebungen der benachbarten Teile des mittleren Keimblattes verbunden, die später zu besprechen sind. Die geschilderten Lageverhältnisse werden bei Betrachtung

der beistehenden Textfigur vollkommen klar werden. Die Abbildung stellt einen optischen Sagittalschnitt dar, wie ihn ungefähr Fig. 15 zeigt; die Ektodermwucherungen habe ich in seitlicher Ansicht eingetragen. Den Figg. 11 und 12 entsprechend, ist die laterale Wucherung *l. Ekt(N)* zu sehen, unter derselben, weiter nach vorn vorspringend, die größere ventrolaterale Wucherung *v. Ekt(Sp)*, die

*M*

Die nach dem optischen Längsschnitt eingezeichneten Teile sind dunkel gehalten. *M* Mesoderm, *l. Ekt(N)* laterale Ektodermwucherung (Nervenring), *v. Ekt(Sp)* ventrolaterale Ektodermwucherung (Speicheldrüse).



sich dann nach hinten über den größten Teil der seitlichen Kopfwand ausdehnt, aber kaum über das hintere Ende des Schlundes hinausgeht. Dorsal sind unter dem Ektoderm die hierher verschobenen Mesodermzellen im optischen Sagittalschnitt erkennbar; desgleichen sind vor und im hinteren Abschnitt auch unter der ventrolateralen Ektodermwucherung einige Angehörige des mittleren Keimblattes eingetragen, entsprechend den Figg. 12 und 15.

Es entsteht nun die Frage: was wird aus den beschriebenen Ektodermwucherungen? Alle Autoren, die bisher darüber gearbeitet haben, sind (mit Ausnahme von ZUR STRASSEN) sich in der irrigen Anschauung einig, daß es sich hier nur um die Anlage des Centralnervensystems handeln könne, doch bestehen bezüglich der Details zwischen ihnen die größten Kontroversen.

GANIN geht von einer aus 4 Abschnitten bestehenden „Verdickung des Ektoderms an der Kopfhälfte“ aus und fährt dann fort: „Die länglichen, walzenförmigen Anlagen des Nervensystems differenzieren sich zu den sog. Ganglia lateralia, aus der Rückenverdickung entwickelt sich die Rückenhälfte des Nervenringes. Das Bauchganglion wird viel später bemerkbar als Verdickung der anderen Rückenhälfte des Ringes“ (?). GANIN hat also, wie sich des näheren noch aus der folgenden Darstellung des Mesoderms ergeben wird, sowohl das dorsale als auch das ventrale Mesoderm



zum Ektoderm gezogen, daneben aber auch übersehen, daß die Ektodermwucherungen in der beschriebenen Weise lateral und ventral angelegt werden.

GOETTE beschreibt eine Ektodermwucherung, die nur im Umkreise des Mundes entstehen und sich in der Weise zum Nervensystem differenzieren soll, „daß die kürzere dorsale oder präpharyngeale und die merklich längere ventrale oder postpharyngeale Masse sich früher ablösen als die sie verbindenden Seitenteile“. Weiterhin stellt er es als wahrscheinlich hin, daß der längste ventrale Abschnitt zu den Ganglia lateralia, der dorsale zum Ganglion dorsale wird.

HALLEZ läßt den Nervenring aus einer Einwucherung von Ektodermzellen hinter der „Mundeinstülpung“ entstehen: „Le collier nerveux périœsophagienne de ces derniers (Nématodes) se forme par refoulement de certaines cellules exodermiques, et le système nerveux ainsi constitué marque la limite entre l'œsophage d'origine exodermique et l'intestin antérieure d'origine endodermique.“ Gemeint ist die Grenze zwischen dem angeblich ektodermalen 1. Bulbus und dem angeblich entodermalen 2. Bulbus.

WANDOLLECK spricht von einem „reifenartigen Zellmantel ektodermaler Entstehung“ und läßt daraus den Nervenring im „ganzen Umkreis der Körperverdickung“ hervorgehen.

Der einzige, der erkannte, daß die Bildungen im Kopfabschnitt nicht nur der Entstehung des Nervenringes dienen sollen, war ZUR STRASSEN (*Bradynema rigidum*). Derselbe findet auf einem bestimmten Stadium das Centralnervensystem als eine „das Stomatodäum ringförmig umfassende Zellenmasse“. Ihre Ablösung vom Ektoderm stellt er als „wohl nicht zweifelhaft“ hin, da er sie aber durch Mesoderm davon getrennt findet, so ergeht er sich in „Vermutungen, auf die er selbst nicht allzuviel Wert legen möchte“, wie dieselbe an diese Stelle gelangt sein könnte. Dieser Forscher hat also den Beginn der Bildung nicht beobachtet und bringt daher für die Entwicklungsgeschichte nichts Neues. Nun aber verfällt er in einen Irrtum, indem er das Mesoderm „eine massive, hell durchscheinende Zellmasse“ bilden läßt, „welche endlich den ganzen Kopfabschnitt ausfüllt“. Im Verlauf der weiteren Entwicklung sollen daraus „zwei besonders hinter dem Nervenring starke seitliche Polster“ hervorgehen.

Gegenüber diesen Angaben von ZUR STRASSEN verweise ich nochmals auf meine Figg. 6a, 9, 10, 11 u. s. w., die keinen Zweifel darüber zulassen, daß das, was er als „seitliche Polster“ bezeichnet,



nämlich die bereits zweilappige Wucherung, nicht mesodermalen, sondern ektodermalen Ursprunges ist.

BOVERI bildet den Beginn der Ektoblastverdickung in seinen Figg. 33a und 33d ganz richtig ab und bemerkt dabei, daß sie später noch auffallender werde, um sich mit der Streckung des Körpers allmählich wieder zu verlieren. Er vermutet, daß sie mit der Bildung des Centralnervensystemes in Zusammenhang zu bringen sei. Da seine Arbeit mit dem Verschuß der Gastrula abschließt, so liegen keine weiteren Angaben von ihm über diesen Punkt vor.

So weit die einschlägige Litteratur, die beweist, wie groß die Verschiedenheit in der Auffassung der in Frage kommenden Gebilde ist; sind doch unter allen angeführten Mitteilungen kaum zwei, die sich miteinander vollständig in Einklang bringen ließen.

Es schien nicht unwahrscheinlich, daß es gelingen würde, die beim ausgewachsenen Tier vorhandene Speicheldrüse mit der als ventrolaterale Ektodermwucherung bezeichneten Bildung in genetischen Zusammenhang zu bringen. Die Darstellung der letzteren wurde oben auf dem Stadium der Fig. 20 abgebrochen, wo sie in ihrem größten Teile sich bereits in zwei Hälften gespalten hatte, die durch das vorrückende Mesoderm weiter getrennt und seitlich verlagert werden. An der Stelle, an der die laterale Wucherung liegt, biegen sie nach der ventralen Seite aus, wo sie zu dieser Zeit noch miteinander in Verbindung stehen. Mit zunehmender Streckung erfolgt nun die Ausbildung der Einschnürung an der Schlundanlage. Die hier liegende laterale Wucherung löst sich vom Ektoderm ab, tritt allmählich in die Einschnürung hinein und bildet hier, wie weiter unten auseinandergesetzt werden soll, den Nervenring. Der Raum zwischen Leibeswand und Schlund wird also an dieser Stelle frei, und gleichzeitig damit geht die Spaltung der ventrolateralen Wucherung nach vorn weiter. Ihre beiden Hälften rücken auseinander und legen sich in der Längsrichtung an die seitliche Kopfwand an. Dann folgt die von hinten nach vorn fortschreitende Ablösung der nun paarigen Anlage vom Ektoderm, und wenn dann noch ihr vorderes Ende jederseits mit dem Endabschnitt des 1. Bulbus in Verbindung getreten ist, ist die Entwicklung der Speicheldrüsen in ihren Hauptzügen vollendet.

Es dürfte angebracht sein, an dieser Stelle einige Worte über die Topographie der ausgebildeten Speicheldrüsen, die für *Rhabditis nigrovenosa* bisher von keinem Forscher erwähnt sind, anzufügen. Es möge dazu Fig. 30 dienen, die einen optischen Frontalschnitt durch den ca. 160  $\mu$  langen Kopfabchnitt einer

2 Tage alten weiblichen Rhabditis von 700  $\mu$  Länge wiedergibt. Seitlich neben dem Schlunde, den Raum zwischen diesem und der Leibeswand größtenteils ausfüllend, finden wir je ein langgestrecktes Organ, dessen traubige Beschaffenheit gleich den drüsigen Charakter verrät. Das ist die paarige Speicheldrüse, die sich vom Ende des 1. Bulbus über die Einschnürung und den hier liegenden Nervenring hinweg bis hinter den 2. Bulbus erstreckt. Vorn läuft sie spitz aus und geht jederseits in einen feinen Kanal über, der die Wandung des 1. Bulbus durchsetzt und sich deutlich bis ins Lumen desselben verfolgen läßt. Der Querschnitt, der der Fig. 37 zur Grundlage diente, zeigt das Verhältnis der paarigen Speicheldrüse zu den umliegenden Geweben an der Stelle ihrer stärksten Ausbildung, nämlich kurz hinter dem Nervenring.

Nachdem so die Frage nach der Bedeutung der ventrolateralen Wucherung ihre Erledigung gefunden, fehlt noch der Beweis für die weiter oben gelegentlich aufgestellte Behauptung, daß aus der lateralen Wucherung das Centralnervensystem hervorgehe. Während in Fig. 18 die laterale Wucherung der einen Seite einen im ganzen noch kompakten Eindruck macht, ist auf der anderen Seite ihr hinterstes Ende getroffen, und man sieht eine Zelle im Begriff aus dem Ektodermverbande herauszutreten. Von dieser Zelle geht eine Faser über den Schlund hinweg. Etwas älter ist das Stadium der Fig. 19, in der der Oesophagus bereits 2 durch eine deutliche Einschnürung getrennte Bulbi aufweist. Im Bereich dieser Einschnürung ist die laterale Wucherung schon gelockert, und ihre Zellen haben offenbar das Bestreben, an den Schlund heranzutreten. Das ist vollzogen in Fig. 21, die einen optischen Sagittalschnitt durch den Kopfabschnitt einer ca. 250  $\mu$  langen Rhabditis zur Anschauung bringt. Hier haben sich diese Zellen schon zu einem die Einschnürung vollständig umfassenden Ringe angeordnet, der sich sowohl gegen den Schlund, der hier eine Länge von 55  $\mu$  besitzt, einerseits als auch gegen das umgebende Mesoderm anderseits scharf abgrenzen läßt. Die Speicheldrüsenanlage ist im optischen Sagittalschnitt wegen ihrer nunmehr lateralen Lage nicht zu sehen.

Es sei hier kurz der Gegensatz zwischen den Mitteilungen früherer Beobachter, wie sie in dem obigen Litteraturauszuge enthalten sind, und meinen eigenen Feststellungen charakterisiert. Während die einen (GANIN, GOETTE) das Centralnervensystem aus vier Abschnitten entstehen lassen, nehmen die anderen (HALLEZ, WANDOLLECK) eine ringförmige Ektodermwucherung für das Bildungs-

material des Nervenringes. ZUR STRASSEN drückt sich nicht bestimmt aus. Dagegen gipfelt die Schilderung, wie ich sie gegeben habe, in folgendem:

1) Das Centralnervensystem besteht in seiner Anlage aus zwei lateralen Ektodermwucherungen.

2) Diese haben ursprünglich ihre Lage im Bereich des zweiten Viertels des Schlundabschnittes.

3) Im Verlauf des Wachstums und der Körperstreckung wird die Anlage weiter nach hinten verlagert, so daß der definitive Nervenring in die Einschnürung zwischen die beiden Bulbi zu liegen kommt.

Auf dem Querschnitt durch den Kopfteil einer zum Auschlüpfen reifen *Rhabditis* (bei welcher der Nervenring schon differenziert ist) hat sich das Bild erheblich geändert (Fig. 22a u. b). Einmal ist der Durchmesser bedeutend geringer geworden, ja fast auf die Hälfte seiner früheren Ausdehnung herabgesunken; dagegen hat sich der Kopfabschnitt stark gestreckt und eine gegen früher bedeutende Länge ( $110 \mu$ ) erreicht; dementsprechend erscheint die den Raum zwischen Schlund und Körperoberfläche ausfüllende Zellmasse gezerrt, da ihre einzelnen Bestandteile nicht mehr so innig miteinander zusammenhängen, wie das früher der Fall war. Es scheint, als ob mit zunehmender Streckung des Körpers die Vermehrung der in die Ektodermwucherung eingegangenen Zellen nachgelassen habe. Man sieht in Fig. 22a u. b in dieser Kopfzellmasse, nach der Terminologie ZUR STRASSEN's, keine deutlichen Zellgrenzen; die Lage der Zellen wird nur durch die Kerne angedeutet, die in einer durchsichtigen, nur wenige plasmatische Faserzüge enthaltenden Grundmasse suspendiert zu sein scheinen. Dasselbe unklare Bildnis erhalten wir bei Betrachtung einer eben ausgeschlüpfen *Rhabditis* (Fig. 29). Außer dem bereits fertig ausgebildeten Nervenring ist weiter nichts zu erkennen als seitwärts vom 1. Bulbus die einschichtige Muskulatur; in der dahinter liegenden Region dagegen ist wohl die Mehrschichtigkeit der Kerne, aber keine deutlich abgegrenzte Organanlage zu unterscheiden.

Wir kehren nun zur Betrachtung der ektodermalen Körperoberfläche zurück, die wir auf einem Stadium verlassen haben, auf dem sie durch überall nahezu gleich große Zellen gebildet wurde. Nur im Kopfabschnitt macht sich mit dem Hervortreten der Ektodermwucherung ein geringer Unterschied der Größe der Zellen auf der dorsalen und ventralen Hälfte bemerkbar derart



daß mit der lebhaften Vermehrung der Elemente der ventralen und lateralen Partie auch eine Verkleinerung eintritt (Fig. 10, 11). Bei der Vergrößerung des Embryos werden die vorher nach innen und außen zu rundlich vorspringenden Ektodermzellen allmählich flacher, während gleichzeitig ihr Längsdurchmesser größer wird. Das ist auch anfangs nicht weiter auffällig, da ja alle Zellen des heranwachsenden Embryos bei der Streckung sich abflachen müssen, aber Hand in Hand damit geht eine langsam sich vollziehende Rückbildung dieser Ektodermelemente. Schon wenn der Embryo eine Länge von ca. 250  $\mu$  erreicht hat, ist die Abflachung des embryonalen Epithels so bedeutend geworden, daß seine Zellgrenzen überhaupt nicht mehr deutlich sichtbar zu machen sind; man bemerkt nur eine schmale, feingekörnte, helle Zone, die Farbstoffe nur noch mit Mühe aufnimmt und der Cuticula, deren Bildung mittlerweile begonnen hat, fest anliegt. Der Nachweis der kleinen Kerne ist ebenfalls mit Schwierigkeiten verbunden (vergl. die gleichalterigen Stadien der Figg. 16 u. 21). Auf Schnitten gelingt es auch später noch, bei einer kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Rhabditis, stellenweise in dieser dünnen Ektodermsschicht einen Kern sichtbar zu machen, der dann eine flache Einbuchtung der ektodermalen Zone nach innen veranlaßt (Fig. 27 u. 28). Damit noch nicht genug, geht die Reduktion des Ektoderms noch weiter, und das Resultat ist, daß auf dem Stadium, wo der Embryo die Eischale verläßt, um frei beweglich seine weitere Entwicklung durchzumachen, unter der Cuticula nur noch eine ganz feine Schicht vorhanden ist, in der ich trotz eifrigen Suchens keine Kerne mehr auffinden konnte.

GOETTE widmet dem Schicksal des äußeren Keimblattes eine längere Betrachtung. Er giebt dabei an, daß der Embryo schon auf Stadien, wo der „Schwanzabschnitt sich eben gegen den Bauch umgeschlagen hat“, kleine Bewegungserscheinungen erkennen läßt; ferner soll zu dieser Zeit schon eine Cuticula vorhanden sein, an welche das Ektoderm festonartig (Fig. 34) angeheftet ist. „Das Ektoderm erscheint daher als das aktive Bewegungsorgan des Embryos, die Cuticula als das zugehörige äußere Skelet.“ Ein derartiges Stadium bilden meine Figg. 14 u. 15 in toto ab, doch will es mir nicht gelingen, weder in diesen Präparaten noch an den zahlreichen Quer- und Längsschnitten durch solche Embryonen das Vorhandensein einer Cuticula nachzuweisen. Wie oben angegeben, bildet sich dieselbe erst viel später, aber auch dann war es mir nicht möglich, eine derartige Anheftung, wie sie G. be-



beschreibt und schematisch abbildet, aufzufinden. Die Bewegungen, die G. auf den bezeichneten Stadien gesehen hat, veranlassen ihn, von dem Ektoderm als dem aktiven Bewegungsorgan des Embryos zu reden. Derartige Bewegungserscheinungen habe ich nicht beobachtet, doch will ich ihr Vorkommen nicht in Abrede stellen.

Die Befunde ZUR STRASSEN's an *Bradynema rigidum* decken sich bezüglich des Ektoderms vollständig mit den meinigen. Es erscheint daher überflüssig, näher darauf einzugehen.

#### 4. Das Entoderm.

Das Entoderm, welches bestimmt ist, den Darm zu bilden, setzt sich auf dem Stadium, wo es ins Innere der Gastrula verlagert wird, aus 16 Zellen zusammen, die anfangs unregelmäßig angeordnet sind. Langsam kommt nun die Gastrula zum Verschuß, und während dieser Periode findet eine lebhaftere Vermehrung der Entodermzellen statt. Dabei ordnen sie sich um die Längsachse an, und zwar in 4 allerdings unregelmäßigen Reihen, deren einzelne Glieder teilweise miteinander alternieren. Man findet nämlich auf Querschnitten sowohl 3 als auch 4 und 5 Entodermzellen vor. Unterbrochen wird diese Anordnung nur am Beginn des hinteren Körperdrittels, an der Stelle, wo die Urgeschlechtszellen in die Gastrula eingesenkt worden sind; dieselben verdrängen hier die beiden ventralen Zellreihen und schieben sich bis zu dem späteren Darmlumen vor, wo sie mit den beiden dorsalen Zellreihen zusammenstoßen. In der hinter dieser Stelle gelegenen Region sind, wie Totalpräparate zeigen, nur 2 Zellreihen am Aufbau des Urdarmes beteiligt. Der Entodermverband macht auf Totalpräparaten den Eindruck, als wäre er von vorn nach hinten zusammengestaucht, denn seine einzelnen Elemente sind verhältnismäßig hoch und springen nach der Leibeshöhle mit starker Rundung vor. Ein Urdarmlumen, wie es GOETTE beschreibt, findet sich nicht. Am vorderen Ende tritt das Entoderm mit dem Stomatodäum in Verbindung, im Schwanzabschnitt setzt sich an dasselbe eine Wucherung des Mesoderms an, die zur Bildung des Proktodäums dienen soll (cf. unten).

Mit zunehmender Größe des Körpers findet nicht etwa eine entsprechende Vermehrung der Entodermzellen statt, sondern dieselben rücken weiter auseinander, so daß 2 Reihen alternierend aufeinander folgender Zellen entstehen. Die Zellen springen gegen

das Lumen bogenförmig vor, so daß das erst kurz vor dem Freiwerden der Rhabditis in die Erscheinung tretende Darmlumen einen geschlängelten Verlauf zeigt.

Während schon auf Querschnitten, in denen die Geschlechtsanlage nicht getroffen ist, zwischen Darm und Muskulatur kein Zwischenraum zu erkennen ist, treten an den Stellen, wo die Geschlechtszellen liegen, letztere noch zwischen beide Zellverbände hinein und pressen so deren einzelne Bestandteile auf ein geringes Maß zusammen. Es ist selbstverständlich, daß mit zunehmender Entwicklung die Geschlechtszellen, die anfangs in den Verband der Entodermzellen miteingeschlossen waren, aus demselben hinausgeschoben werden. Die Darmzellen, die sich auf späteren Stadien stets durch besondere Durchsichtigkeit hervorthaten, sind durch geringe Färbbarkeit ausgezeichnet, ferner besitzen sie einen großen blassen Kern mit starkem Nucleolus.

Die Entodermzellen sind nur bestimmt, dem Darm seine Entstehung zu geben, ein anderes Organ liefern sie nicht.

Die gegebene Darstellung stimmt mit den den „Mittel- und Hinterdarm“ betreffenden Angaben GOETTE's im wesentlichen überein, doch betone ich nochmals, daß ein Urdarmlumen, wie es GOETTE beschreibt und abbildet, niemals vorhanden ist. Die Darmanlage der *Bradynema* ZUR STRASSEN's ist zu wenig differenziert, als daß sie zu einer Vergleichung herangezogen werden könnte. Da sie zu keiner Zeit des Lebens in Funktion tritt, so ist sie eben nichts anderes als „eine langgestreckte, zusammenhängende Plasmamasse, in welcher 15—20 runde Kerne eingebettet liegen“.

## 5. Das Mesoderm und Derivate.

Nach BOVERI, ZUR STRASSEN u. a. wird schon auf frühen Furchungsstadien der Eier der Nematoden seitlich von der Medianebene je eine „Urmesoblastzelle“ gebildet. Durch zweimalige Teilung gehen daraus jederseits 4 Zellen hervor, die, seitlich auf dem Entoderm liegend, bei der Umwachsung durch das Ektoderm zwischen diesem und dem Entoderm in der Tiefe der Gastrula verschwinden. Diese Mesodermzellen breiten sich nun während des Verschlusses der Gastrula in der primären Leibeshöhle aus, denn während man sie anfangs auf Querschnitten nur in der Einzahl neben dem Darm antrifft (Fig. 3, 4), sind auf Querschnitten durch Stadien, bei denen

der Blastoporus auch noch nicht vollständig verschlossen ist (Fig. 5a, b, c) jederseits 3—4 solcher Mesodermzellen zu erkennen. Es hat also in dieser Zeit eine Vermehrung derselben stattgehabt, verbunden mit einer Verkleinerung der Zellen. Das mittlere Blatt besteht nun jederseits aus einem lateralen Längsband, welches sich vom Vorder- bis zum Hinterende erstreckt (Fig. 6a, b). Durch weitere Teilung findet dann in dem hinter dem Schlundabschnitt gelegenen Körperteil eine Ausbreitung des Mesoderms ventralwärts statt, so daß es, wie bereits erwähnt, die Urgeschlechtszellen schon überwachsen hat, bevor es dem Ektoderm gelingt, die Gastrula an dieser Stelle zu verschließen. Dorsal dagegen macht das Mesoderm keine nennenswerten Fortschritte, der Rücken bleibt frei, und hier sind Ektoderm und Entoderm nur durch die primäre Leibeshöhle voneinander getrennt (Fig. 7, 8, 13 u. s. w.).

Die Vereinigung der beiden lateralen Mesodermbänder an der Ventralseite geht zunächst im hinteren Körperdrittel vor sich, denn Fig. 5c stellt den 9., Fig. 5b den 7. einer Serie von 12 Schnitten dar. Es entsteht also eine nur an der Dorsalseite offene mesodermale Zellrinne, die sich vom Schwanz bis zum hinteren Ende des Schlundabschnittes ausdehnt.

Querschnitte durch das vordere Drittel, die Oesophagealregion, zeigen anfangs auch eine Anordnung des Mesoderms in zwei laterale Längsbänder (Fig. 3, 5a, 9), die jedoch durch die oben beschriebenen Ektodermwucherungen bald eine Verlagerung erfahren in der Weise, daß die lateralen und die an der Seitenwand emporsteigenden Teile der ventrolateralen Wucherung sie in dorsaler Richtung vor sich herschieben. Den Beginn dieses Vorganges stellt Fig. 10 dar. Diese Verschiebung geht mit der Zunahme der Wucherung weiter und führt dahin, daß wir in Fig. 11 nur ein einziges mesodermales Längsband in dem dorsalen Teil des Kopfabschnittes vorfinden. Daß aber auch ein Teil der Elemente der beiden ursprünglich lateralen Mesodermbänder nach vorn in den Bereich des ersten Viertels des Kopfabschnittes verdrängt worden ist, beweist die einem etwas älteren Embryonen, als ihn Fig. 15 abbildet, entstammende Fig. 12, die zwischen Vorderende und der lateralen Ektodermwucherung jederseits 2 Mesodermzellen aufweist. Dieser Abschnitt streckt sich bekanntlich während des weiteren Wachstums besonders stark, da in ihm der lange 1. Bulbus entstehen soll, und damit geht dann auch eine Vermehrung und Ausbreitung des hier liegenden Teiles des mittleren Blattes Hand in Hand (Fig. 21, 29, 30), so daß bei der ausschlüpfenden



Rhabditis ein den 1. Bulbus umgebender mesodermaler Zellmantel vorhanden ist.

Das ventrale Mesoderm des übrigen Körpers geht in Fig. 13 und 14 nur bis an die ventrolaterale Wucherung heran, dann schiebt es sich langsam unter derselben vor (Fig. 15), während sich diese gleichzeitig in die beiden seitlichen Abschnitte spaltet. In den so entstehenden Zwischenraum wuchert das Mesoderm nun weiter vor (Fig. 20) und führt, indem es sich hier lebhaft ausbreitet, zur Bildung eines breiten, später nur durch die Bauchlinie unterbrochenen Längsbandes, wie es in voller Ausbildung Fig. 41 aufweist.

Im Schwanzabschnitt, mit welchem Ausdruck ich den zwischen dem hinteren Ende des Entoderms und der Schwanzspitze gelegenen Körperteil bezeichnen möchte, verhält sich das Mesoderm anders als im übrigen Körper. Es dehnt sich nicht allein unter dem Ektoderm rings herum aus, sondern es bildet auch eine Wucherung, die mit den letzten Entodermzellen in Verbindung tritt. So geht es zur Bildung eines Darmabschnittes über, dessen Genese von den Autoren bisher vollständig verschieden beurteilt worden ist, nämlich des Proktodäums. Man sieht nämlich bei Embryonen, deren Schwanzabschnitt gerade den Beginn der Krümmung erkennen läßt, wie in der soeben erwähnten, an das Entoderm anschließenden Mesodermwucherung eine anfangs breite Spalte entsteht, die auch das in dieser Region schon stark verdünnte Ektoderm durchsetzt. Sie ist von geraden Flächen begrenzt und läßt sich bis an das hintere Ende des großzelligen entodermalen Darmes verfolgen. Ich nehme an, daß die Bildung dieses Spalt- raumes, der, wie ich kaum zu sagen brauche, nichts anderes als das Proktodäum darstellt, durch Auseinanderweichen der dort lagernden Zellen zu stande kommt. Das weitere Verhalten des Proktodäums ist in den Figg. 13—17 illustriert. In den Figg. 13 und 14 sieht man seine Anlage am Ende der sich eben umbiegenden Schwanzspitze, während das wenig ältere Stadium der Fig. 15 schon eine Verschiebung seiner Mündung auf die Ventral- seite aufweist. Diese Verlagerung wird nur möglich durch weitere Ausbreitung der dorsal hinter dem Proktodäum gelegenen Mesodermelemente, die dadurch gleichzeitig eine Ausdehnung der dorsalen Wand und damit eine Verlängerung des Schwanzabschnittes herbeiführt.

Bevor ich in der Schilderung der Entwicklung des mittleren Mattes fortfahre, möchte ich kurz auf die Kontroversen eingehen,



die bezüglich der Bildung des Enddarmes der Nematoden bisher bestanden.

BÜTSCHLI und HALLEZ erklären das Proktodäum für entodermalen Ursprunges, desgleichen GOETTE bei *Rhabditis nigrovenosa*. Er „sah die Afteröffnung durch Auseinanderweichen der bereits sehr verkleinerten Ektodermzellen an der Körperoberfläche sich bilden“. Das Hinterende der Darmanlage soll jener Oeffnung dicht anliegen und „nach der Entwicklung der Darmhöhle soll die Verbindung beider stattfinden“. Zur Prüfung der Richtigkeit meiner Angaben vergleiche man meine Zeichnungen 13, 14, 15 mit GOETTE's Figg. 32, 33, 35. Der Vergleich ist auch noch in anderer Beziehung interessant. In seiner Fig. 33, die einen schon aus zwei gleichen Schenkeln bestehenden Wurm abbildet, ist an der umgeschlagenen hinteren Hälfte desselben überhaupt keine einzige Mesodermzelle gezeichnet, weder an der Partie, in der das kräftige Bauchmesoderm liegt, noch im ganzen Schwanzabschnitt. Das ventrale Mesoderm hat GOETTE offenbar übersehen, das Mesoderm des Schwanzabschnittes dagegen für Entoderm gehalten. Und wie scharf sind die Unterschiede der einzelnen Keimblätter; wie deutlich heben sich die intensiv gefärbten Mesodermzellen von den kleineren blassen Ektodermzellen und den andererseits dagegen riesengroßen und großkernigen Zellen der entodermalen Darmanlage ab!

GANIN und NATANSON machen die Mitteilung, daß der After ektodermalen Ursprunges sei; ihnen scheint die schon leichter mögliche Verwechselung von Ekto- und Mesoderm passiert zu sein, denn es ist doch anzunehmen, daß die fragliche Bildung bei allen Nematoden eine gleichartige sein wird.

Die Befunde von ZUR STRASSEN entsprechen den meinigen vollkommen. Er beschreibt und bildet eine „Verdickung“ ab, die die mesodermale Bauchlinie nahe dem Hinterende bildet und „mit der sich der Endabschnitt des Darmes verlötet“. Ein Lumen fehlt auch in der Anlage, weil ja bei *Bradynema rigidum* im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise der Darm funktionslos geworden ist. Gleichwohl und mit Recht wendet ZUR STRASSEN den Ausdruck „Proktodäum“ auf diese Bildung an.

Auf dem Stadium, wo im Schwanzabschnitt die Bildung des Proktodäums beginnt, ist die bis dahin so rege Vermehrung der Zellen des mittleren Keimblattes des übrigen Körpers bereits schwächer geworden, immerhin aber ist sie noch thätig. Das macht sich einmal bemerklich an der Ventralseite des Kopfes

(Fig. 15), besonders stark aber im Schwanzabschnitt, wo sie erst aufhört, wenn der Embryo so weit herangewachsen ist, daß er die Eischale verlassen darf. Gleichzeitig damit ist auch eine Verkleinerung der Zellen vor sich gegangen, wie der Vergleich der Fig. 17 mit Fig. 16 darthut.

Es folgt nun die gewaltige Streckung des Körpers, und diese übt, wie auf die Zellen der anderen Keimblätter, ihre abflachende Wirkung auch auf die Mesodermzellen aus. Dieselbe Ursache bedingt eine Aenderung der Lagebeziehungen der Zellen des mittleren Blattes zu einander. Man sieht nämlich auf Querschnitten, wie die Entfernung der Kerne der einzelnen flacher werdenden Zellen voneinander größer wird. Letztere berühren sich zwar anfangs noch mit ihren verdünnten Randpartien, die sich dem Ektoderm dicht anschmiegen, aber bald löst sich auch dieser Zusammenhang, und wir finden nun die Mesodermzellen unter dem Ektoderm isoliert vor (Fig. 24a und 24b). Mit zunehmender Streckung nimmt aber der Querdurchmesser des Wurmes bedeutend ab (Fig. 25), und dabei werden die vorher auf einen großen Umkreis verteilten Mesodermzellen einander wieder genähert, und sie liegen nun eingepreßt und in die Länge gezogen zwischen Digestionsapparat und Leibeswand. Besonders stark ist die Abflachung des Mesoderms und die Verlängerung seiner Bestandteile da, wo sich zwischen ihnen und dem Darm noch die Geschlechtsorgane breit machen (Fig. 26, 36).

Das mittlere Keimblatt liefert die Muskulatur, denn wir sehen, wie seine Zellen nach der Peripherie zu feine Fibrillen ausscheiden, die dicht unter der Cuticula verlaufen. Dieselben lassen sich sehr gut sichtbar machen durch Behandlung mit Osmiumsäure. Dabei färben sie sich tiefschwarz und heben sich dann von den schwarzgrau gefärbten übrigen Zellbestandteilen scharf ab (Fig. 37).

Nach GOETTE leitet sich das mittlere Blatt von einer Urmesodermzelle ab, die aus dem Entodermverbande ausgetreten ist und nun durch rege Teilung zwei seitliche „Stammreihen“ liefert. Diese Anschauung, die sich in allen älteren Nematodenarbeiten wiederfindet, ist durch die neueren Untersuchungen (BOVERI) endgültig widerlegt worden. GOETTE schildert dann weiter, wie sich einige Mesodermzellen von den beiden seitlichen Stammreihen lösen und zum Rücken hinaufwandern, „um dort zunächst hinter dem Centralnervensystem das Blastocoeloma auszufüllen“. Es handelt sich bei diesem Vorgang aber nicht, wie oben näher

begründet, um eine aktive Wanderung, sondern es findet eine bloße Verdrängung der Mesodermzellen nach der dorsalen Seite des Kopfabschnittes statt, den sie hier vollständig ausfüllen. Die schwarz schraffierten Nervenzellen, die GOETTE dorsal hinter dem Munde einzeichnet, sind in Wirklichkeit ebenfalls Angehörige des Mesoderms. Das Vorrücken des ventralen Mesoderms hat G. richtig beobachtet.

Während ich in meiner obigen Schilderung von 2 seitlichen Längsbändern ausgegangen bin, nimmt ZUR STRASSEN zunächst 2 ventrale, seitlich neben der Medianebene gelegene Zellreihen an; dann füllt sich auch der dazwischen liegende Raum, und so entsteht eine „ventrale Mesodermplatte“. Das Mesoderm steigt dann von der Ventralplatte aus seitlich an der Körperwand empor, „so daß eine oben offene, in ihrer Höhlung das Entoderm enthaltende Rinne entsteht“. Diese soll sich dann in 3 Längsbänder, 2 breitere seitliche und ein schmales bauchständiges, auflösen, die sich hinten mit der kaudalen Mesodermverdickung vereinigen. Eine derartige Dreiteilung tritt bei *Rhabditis nigrovenosa* nicht ein, nur eine unregelmäßige Auflösung der mesodermalen Hohlrinne war zu beobachten. Daß ZUR STRASSEN bei der Schilderung des Mesoderms im Kopfabschnitt die ektodermale Wucherung für Mesoderm angesehen hat, wurde bereits dargethan.

## 6. Die Geschlechtszellen.

Schon lange vor dem Verschlusse der Gastrula hat die nach BOVERI 6., nach ZUR STRASSEN 5. Generation der Stammzelle sich geteilt. In keinem der Teilungsprodukte tritt Chromatindiminution ein, und beide dokumentieren sich daher als zur Fortpflanzung bestimmte Zellen. Beide verharren, nach der Gastrulation zwischen die Entodermzellen der ventralen Seite eingekellt, in der Querrichtung des Körpers liegend, längere Zeit in Ruhe. So finden wir die Urgeschlechtszellen in den Figg. 6b, 7, 8, 13, u. s. w. Ihre Abgrenzung von den sie umgebenden Entodermzellen ist während dieser Zeit leicht möglich erstens wegen ihres starken Dottergehaltes, zweitens der Größe ihrer Kerne und drittens der Reichhaltigkeit der Kerne an Chromatin. Erst in dem Augenblick, wo der nach dem Kopfe zu sich umschlagende Schwanzabschnitt das Vorderende fast erreicht hat, treten sie in Teilung ein, und wir finden nun 4 Geschlechtszellen.



Im Laufe der Weiterentwicklung folgen noch mehrere Teilungen, und so sind bei der die Eischale verlassenden Rhabditis ca. 16—20 Geschlechtszellen vorhanden, die in ihrer Gesamtheit eine Anlage von lang-bohnenförmiger Gestalt repräsentieren. Wenn nun LEUCKART (Parasiten, II, 1. Aufl.) die Angabe macht, „daß die Geschlechtsanlage in der Mitte des Chylusdarmes an der Bauchfläche hinzieht“, so soll damit natürlich nicht gesagt sein, daß diese Stelle mit der Körpermitte identisch sei, sondern, da der Schlundabschnitt bedeutend länger ist als der Schwanzabschnitt, so findet man bei Messungen, daß in Wirklichkeit nur das Vorderende der Geschlechtsanlage in der Körpermitte liegt. Die Geschlechtszellen älterer Embryonen sind durch intensive Färbbarkeit ausgezeichnet und daher auf den ersten Blick erkennbar. Fig. 26 stellt einen Längsschnitt durch die Geschlechtsanlage einer zum Ausschlüpfen reifen Rhabditis dar. Geradlinige Konturen grenzen die Zellen gegeneinander ab, häufig zwischen sich noch einen deutlichen Spalt lassend. Das homogen erscheinende Plasma ist dunkel gefärbt, der Kern weist Chromatin in reichlicher Menge, und zwar in größeren, unregelmäßig geformten Klümpchen, auf. Einen großen Teil des Kernes nimmt endlich der Nucleolus ein, der auf dem zweizelligen Stadium der Organanlage schon stark hervortrat; seine jetzige, fast abnorm erscheinende Größe aber hat er erst während der folgenden Teilungen erreicht.

Einige Stunden nach dem Ausschlüpfen der Rhabditis macht sich eine weitere Veränderung an der Geschlechtsanlage bemerkbar (Fig. 32). Dieselbe hat sich etwas in die Länge gestreckt und so die Form eines Stabes angenommen, dessen Enden von je einer Zelle dargestellt werden, die zwar heller erscheint als die eigentlichen Geschlechtszellen, mit denselben aber in dem homogenen Aussehen des Plasmas, sowie der Größe der Kerne und des Nucleolus vollkommene Uebereinstimmung aufweist. Diese Terminalzellen, nach der Terminologie zur STRASSEN's, sitzen mützenförmig der Geschlechtsanlage auf, bedecken dieselbe aber nicht unmittelbar, sondern lassen zwischen sich und der letzten Geschlechtszelle einen halbmondförmigen Zwischenraum frei. Fortsätze dieser Terminalzellen greifen schon eine Strecke weit über die Geschlechtszellen hinweg und weisen so auf die Bestimmung hin, die Wandung des späteren Ovariums zu bilden. Ähnliche, aber etwas kleinere Zellen finden sich stellenweise seitlich auf der Geschlechtsanlage, sind also offenbar von dieser abge-



schieden worden, um an der Bildung der Ovarialwandung teilzunehmen.

Bisher war in dem Aussehen der jungen Rhabditen noch keinerlei geschlechtliche Differenzierung erkennbar, dieselbe beginnt nun hervorzutreten. So finden wir denn bei einem 1 Tag alten weiblichen Exemplar (Fig. 33) die Anlage so weit gegliedert, daß wir die beiden Endabschnitte derselben, die sich hakenförmig umgeschlagen haben, als Ovarien oder besser Keimzonen bezeichnen können, während der mittlere Teil durch rapide Zellwucherung eine Doppellreihe geschaffen hat, die offenbar bestimmt ist, die von der Keimzone abgegebenen Eier aufzunehmen, also den Uterus entstehen zu lassen. Diese mittlere Region ist langgestreckt und besteht aus einer Doppellreihe eng aneinander anschließender Zellen, die bei der Weiterentwicklung sich epithelartig abflachen und schließlich nur noch eine dünne, helle, sehr schwer erkennbare Membran bilden. Auch die Bildung der Vagina geht auf diesem Stadium vor sich: 2 Zellen der mittleren Zone der Geschlechtsanlage haben sich mit der Muskulatur in Verbindung gesetzt. Zwischen sich lassen sie einen schmalen, spaltförmigen Zwischenraum frei, der das Lumen der späteren Vagina darstellt.

Nach LEUCKART (*Allantonema*) soll die muskulöse Vagina durch Wucherung der ventralen Leibeswand, also des Mesoderms entstehen. Das kann ich für *Rhabditis nigrovenosa* nicht bestätigen; daß aber die Muskulatur der Leibeswand von allen Seiten keilförmig sich zwischen Cuticula und die die Vagina bildenden Zellen vorschiebt, ist in Fig. 33 zu sehen. Wahrscheinlich bewirkt die Muskulatur an dieser Stelle nur einen sphinkterartigen Verschuß der Vagina nach außen in ähnlicher Weise, wie ihn STRUBELL für *Heterodera Schachtii* in seiner Fig. 16 zur Anschauung bringt.

Die Vagina entsteht also in der Mitte der Geschlechtsanlage. Da diese Stelle aber nicht etwa mit der Körpermitte zusammenfällt, so finden wir bei der erwachsenen weiblichen *Rhabditis* (Fig. 39) die Geschlechtsöffnung weit hinter die Körpermitte verschoben (vergl. auch LEUCKART, Parasiten, II, Fig. 109).

Zu bemerken ist noch, daß die Identität der den Uterus und die Vagina bildenden Zellen einerseits und der eigentlichen Sexualzellen andererseits durch die vollständige Uebereinstimmung der histologischen Charaktere beider Zellgruppen erwiesen ist.

Um dieselbe Zeit beginnt auch die Heranbildung des männ-

lichen Sexualapparates. Das kaudale Ende der männlichen Geschlechtsanlage tritt in lebhafte Teilung und liefert so einen zweireihigen Zellstrang, der nach dem Proktodäum zu vorwächst und sich mit demselben zur Bildung der Kloake verbindet. Vorher aber sendet die mesodermale Zellmasse des Proktodäums dem heranrückenden Zellstrang eine aus wenigen Zellen bestehende Wucherung entgegen, die bestimmt ist, den letzten Teil der Leitungswege der männlichen Geschlechtsprodukte zu bilden, nämlich den muskulösen Ductus ejaculatorius (Fig. 34 und 35). Derselbe Vorgang ist bereits von LEUCKART bei *Allantonema* und von ZUR STRASSEN bei *Bradynema* beobachtet worden. Die Entstehung des größeren Teiles der männlichen Geschlechtswege, des Vas deferens, vollzieht sich nach der gegebenen Schilderung ebenso wie die der entsprechenden Teile beim weiblichen Tier, nämlich des Uterus. Dagegen leitet ZUR STRASSEN das Vas deferens allein von der hinteren Terminalplatte ab, „die eine kleine Anzahl dicht bei einander liegender Zellen aus sich entstehen läßt“. Auf Grund der Abbildungen, die er giebt, könnte man allerdings zu der Anschauung kommen, daß bei *Bradynema* der kaudale Terminalkern allein im stande wäre, das Vas deferens zu bilden; vergleicht man aber damit meine Zeichnung 34, so wird man doch der Auffassung Raum geben müssen, daß eine derartige Zahl von Zellen (ich zähle mindestens 22) doch wohl nicht allein von der in Fig. 32 abgebildeten einen Terminalzelle abstammen kann, sondern es ist anzunehmen, daß mehrere der ursprünglichen Genitalzellen, „das kaudale Ende der Geschlechtsanlage“, wie ich mich oben ausdrückte, daran beteiligt sind.

Die Kloake (Fig. 35) besitzt kurz vor der Ausmündung noch einen sackartigen Anhang, die Spiculartasche, aus der die Spiculae hervortreten. Diese Tasche ist mesodermalen Ursprunges, denn ihre Wandung wird von den Zellen gebildet, die wir in den Figg. 15 und 16 hinter der Proktodäumanlage erkennen konnten. Durch Auseinanderweichen lassen sie ein Lumen entstehen und scheiden gleichzeitig in dieses die Spiculae ab, wie es Fig. 34 zeigt, wo erst ein Teil derselben vorhanden und an seinem chitinartigen Aussehen erkennbar ist.

LEUCKART (Parasiten, II, 1. Aufl.) schildert die Bildung des Begattungsapparates eingehend und sagt auf p. 73: „So viel ist jedoch klar, daß dabei die in der Nähe des Mastdarmes angehäuften Zellen eine gewisse Rolle spielen.“ Aus Angehörigen derselben

Zellgruppe läßt er auch die „diagonalen Schwanzmuskeln“ hervorgehen, er hält sie also auch für mesodermalen Ursprunges.

Das weitere Verhalten des fertigen Sexualapparates, wie es von LEUCKART richtig beschrieben worden ist, wird für das Männchen durch die Figg. 35 und 38, für das Weibchen durch die Figg. 39 und 40 anschaulich gemacht.

Unberücksichtigt ist geblieben die Genese des Exkretionsapparates, sowie der Rücken-, Bauch- und Seitenlinien. Wegen der Kleinheit der Objekte ließ sich über die Entstehung dieser Organe leider nichts Sichereres ermitteln.

---

Am Schlusse dieser Arbeit sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. SEELIGER, für Angabe des Themas wie für die zahlreichen unschätzbaren Ratschläge, mit denen er mich stets in wohlwollendster Weise unterstützt hat, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) LEUCKART, Die menschlichen Parasiten, Bd. II, 1. Aufl., 1876.
- 2) BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie, Bd. XXVI, 1876.
- 3) NATANSON, Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Arbeiten der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte, Warschau 1876.
- 4) GANIN, Ueber die Entwicklung der *Pelodera teres*. Ebenda. Für die beiden letzten Arbeiten siehe das Referat in: Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie, Bd. XXVIII, 1878.
- 5) GOETTE, Entwicklungsgeschichte der *Rhabditis nigrovenosa*. In: Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, 1. Heft, 1882.
- 6) HALLEZ, Recherches sur l'embryogénie de quelques Nématodes, 1885.
- 7) LEUCKART, *Allantonema mirabile*. Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Nematoden, 1887.
- 8) STRUBELL, *Heterodera Schachtii*. Bibliotheca Zoologica, Heft 2, 1888.
- 9) ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie, Bd. LIV, 1892.
- 10) WANDOLLECK, Zur Embryonalentwicklung des *Strongylus paradoxus*. Archiv f. Naturgeschichte, Jahrg. 58, 1892.
- 11) BOVERI, Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*, nebst Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. in München, Bd. VIII, 1892.
- 12) SPEMANN, Zur Entwicklungsgeschichte der *Ascaris megalocephala*. Zool. Jahrb., Bd. VIII, 1895.
- 13) ZIEGLER, H. E., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie, Bd. LX, 1895.
- 14) ZUR STRASSEN, Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. III, 1896.
- 15) BOVERI, Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Abdruck aus der Festschrift zum 70. Geburtstag von CARL VON KÜPFER, Jena 1899.



# Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenbezeichnungen.

<i>B</i> Bauchlinie.	<i>Mes</i> Mesoderm ( <i>d</i> dorsales, <i>v</i> ventrales).
<i>Bl</i> Blastoporus.	<i>N</i> Nervenring.
<i>C</i> Cuticula.	<i>Ov</i> Ovarium.
<i>D</i> Darm.	<i>Pr</i> Proktodäum.
<i>D.ej</i> Ductus ejaculatorius.	<i>R</i> Rückenlinie.
<i>Ekt</i> Ektoderm.	<i>S</i> Seitenlinie.
<i>l.Ekt</i> laterale, <i>vl.Ekt</i> ventrolaterale Ektodermwucherung.	<i>Sch</i> Schlund resp. -Anlage.
<i>En</i> Entoderm.	<i>Sp</i> Speicheldrüse.
<i>G</i> Geschlechtsanlage.	<i>Spt</i> Spiculartasche.
<i>H</i> Hoden.	<i>U</i> Uterus.
<i>M</i> Muskulatur.	<i>UG</i> Urgeschlechtszellen.
	<i>V</i> Vagina.
	<i>Vd</i> Vas deferens.

## Tafel XXX.

Gelb = Ektoderm.

Hellblau = Entoderm.

Dunkelblau = Mesoderm.

Grün = Stomatodäum.

Weiß = Urgeschlechtszellen.

Fig. 1a. Sagittalschnitt durch einen Embryo mit weit offenem Blastoporus. Hämatoxylin - Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 1b. Nachbarschnitt von 1a.

Fig. 2. Gastrula unmittelbar vor dem Verschuß. Von der Ventralseite gesehen. Essigsäures Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 3. Querschnitt durch das hintere Ende der Schlundregion. Blastoporus noch nicht geschlossen. Hämatoxylin - Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 4. Querschnitt. 7. Schnitt von vorn. Hämatoxylin-Alaunkarmin; cf. BOVERI, Fig. 29c. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 5a.	Querschnitt.	3. Schnitt von vorn	} derselben Serie. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.
Fig. 5b.	"	7. " " "	
Fig. 5c.	"	9. " " "	

Fig. 6a. Frontalschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Orange G. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 6b. Ventraler Nachbarschnitt von 6a.

Fig. 7. Sagittalschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 8. Querschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 9. Querschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 10. Querschnitt. 2. Schnitt von vorn. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 11. Querschnitt. 3. Schnitt von vorn. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 12. Schief geführter Frontalschnitt. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

#### Tafel XXXI.

Fig. 13. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 14. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 15. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 16. Schwanzabschnitt eines schon aus 3 Schenkeln bestehenden Embryos. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 17. Schwanzabschnitt einer eben ausgeschlüpften Rhabditis. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 18. Querschnitt. Laterale Wucherung noch eben getroffen, die ventrolaterale schon in zwei Teile gespalten. Dorsal unter dem Ektoderm das dorsale Mesodermband. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 19. Etwas schief geführter Frontalschnitt. Oesophagus zeigt schon den Beginn der Einschnürung. Hämatoxylin-Orange G. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 20. Querschnitt. Ventrolaterale Wucherung in zwei Teile aufgelöst, zwischen beiden das ventrale Mesoderm. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 21. Totalpräparat. Nervenring in der Pharyngealeinschnürung deutlich erkennbar. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 22a und b. Schnitte durch den Kopfabchnitt einer fast zum Ausschlüpfen reifen *Rhabditis*. In 22a der Nervenring getroffen. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 23. Querschnitt durch die Mitte eines Embryos, dessen Schwanz den Kopfabchnitt fast erreicht hat. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 24. Querschnitte durch die Körperwand. In 24a die Mesodermzellen noch zusammenhängend, in 24b unter dem Einfluß der Streckung getrennt. Ok. V, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1275.

Fig. 25. Querschnitt durch fast reife *Rhabditis*. Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 26. Längsschnitt durch die Geschlechtsanlage einer kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden *Rhabditis*. Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 27. Längsschnitt. Cuticula und Ektoderm einer kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden *Rhabditis*. Alaunkarmin. Ok. V, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1275.

## Tafel XXXII.

Fig. 28. Teil eines Längsschnittes durch Schlundabschnitt einer zum Ausschlüpfen fertigen *Rhabditis*. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 29. Totalbild einer eben frei gewordenen *Rhabditis* (Kopfabchnitt). Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 30. Totalbild einer 2 Tage alten *Rhabditis*. FLEMMING'sche Lösung. Ok. III, Obj. 6. Vergr. 380.

Fig. 31. Totalansicht der Geschlechtsanlage der ausschlüpfenden *Rhabditis*. Methylenblau. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 32. Geschlechtsanlage einer  $\frac{1}{2}$  Tag alten *Rhabditis*. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 33. Totalbild der Geschlechtsanlage einer 1 Tag alten ♀ *Rhabditis*. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 34. Totalpräparat. Geschlechtsanlage einer 1 Tag alten ♂ *Rhabditis*. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 850.

Fig. 35. Schwanzabschnitt einer ausgewachsenen ♂ *Rhabditis*. Methylenblau. Ok. I, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 610.

Fig. 36. Querschnitt durch eine ausgewachsene ♀ *Rhabditis*. Alaunkarmin. Ok. IV, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1030.

Fig. 37. Querschnitt durch die hinter dem Nervenring liegende Region des Kopfabschnittes einer ausgewachsenen Rhabditis. Osmiumsäure. Ok. V, Obj.  $\frac{1}{12}$ . Vergr. 1275.

Fig. 38. Ausgewachsene ♂ Rhabditis. Methylenblau. Länge 0,65 mm. Ok. I, Obj. 4. Vergr. 188.

Fig. 39. Ausgewachsene ♀ Rhabditis. Methylenblau. Länge 0,8 mm. Ok. I, Obj. 4. Vergr. 188.

Fig. 40. ♀ Rhabditis. Im Innern bereits 2 freie Rhabdonemen. Methylenblau. Länge 1 mm. Ok. I, Obj. 4. Vergr. 188.

Die angegebenen Vergrößerungen beziehen sich auf das Leitz'sche Mikroskop. Alle Zeichnungen sind mit dem großen Abbe'schen Zeichenapparat entworfen.

---



# Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus vom Hyrax.

Von

**Erich Fischer.**

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Hierzu Tafel XXXIII.

Die erste Beschreibung des Carpus und Tarsus eines Hyrax verdanken wir CUVIER<sup>1)</sup>. Er findet im Carpus 9 Elemente. Die in seiner Arbeit gegebene Deutung derselben behält er in seinen späteren Veröffentlichungen nicht bei, und daher folge ich bei der Darstellung seiner Ansichten der letzten Beschreibung, die er 1834 in der 4. Aufl. der *Rech. sur les ossements fossiles*, T. III, p. 267 ff., gegeben hat. Hier sagt CUVIER: „Le carpe, en est bien singulier, car c'est au carpe de singe qu'il ressemble le plus par la division de son scaphoïde en deux pièces.“ Die 9 Elemente des Carpus deutet er als: Scaphoid, Lunare, Cuneiforme, Pisiforme, Trapezium, Trapezoid, Magnum, Unciforme und das unter dem Scaphoid liegende Stück als „l'os qui en est démembré“.

MECKEL<sup>2)</sup> findet in der zweiten Reihe des Carpus nur 3 Knochen, er übersieht augenscheinlich das zwischen den 2 Reihen liegende Element, das Trapezium CUVIER's, und das Rudiment des 1. Fingers, da er die ersteren beiden gar nicht erwähnt und p. 383 angiebt, daß beim Daman der 4. Mittelhandknochen nach außen sitze.

Der Darstellung MECKEL's scheint WAGNER<sup>3)</sup> gefolgt zu sein, der über den Carpus des Hyrax schreibt (p. 311): „Die Hand-

---

1) G. CUVIER, *Description ostéologique et comparative du Daman* 2 Taf. *Ann. du Muséum*, T. III, 1804.

2) MECKEL, *Syst. d. vergl. Anatomie*, Halle 1825, Teil II, Abt. 2, p. 382 ff.

3) WAGNER, *Supplementband*, 4. Abt. von SCHREBER-WAGNER, *Die Säugetiere*, Erlangen 1844, p. 311.

wurzel enthält in der ersten Reihe 4, in der zweiten 3 Knochen.“ Dies sei besonders darum erwähnt, weil LANGKAVEL in einer ausführlichen Beschreibung der Gattung *Hyrax* vom Jahre 1888<sup>1)</sup> bei der Besprechung der Anatomie der Extremitäten auf die ungenaue Darstellung von WAGNER verweist.

Wesentlich genauer ist die Darstellung DE BLAINVILLE's<sup>2)</sup>. Er weist dem Carpus nur 8 Elemente zu, da er das Trapezium CUVIER's als Metacarpale I ansieht. Im übrigen stimmt seine Deutung mit der CUVIER's überein, nur spricht er das „vom Scaphoid losgelöste Stück“ als Trapezium an, das sich zwischen die beiden Reihen „entre le scaphoide et le trapézoide en forme d'un petit coin“ eingeschoben hat. Die Artikulation dieses Trapezium mit dem von ihm als Metacarpale I gedeuteten Elementes giebt ihm den Beweis für die Richtigkeit seiner von CUVIER abweichenden Deutung. (Diese Artikulation ist am frischen Skelet nicht nachzuweisen; s. u.)

Auf anderem Wege, und wohl ohne DE BLAINVILLE's Arbeit zu kennen (wenigstens fehlt das Citat), gelangt GEGENBAUR<sup>3)</sup> dazu, das Element, das CUVIER als Trapezium deutet, wie DE BLAINVILLE als Metacarpale I zu erklären, indem er *Hyrax* zu den Pachydermen rechnet und nun vom Elefanten über *Hyrax* zum Hippopotamus in der Rückbildung des Daumens eine kontinuierliche Reihe findet. Da er nun den Knochen von *Elephas*, der heute allgemein (BAUR, DÖDERLEIN, WEBER) als Carpal 1 gedeutet wird, für das Metacarpale I halten zu müssen glaubt — „denn ein so gänzlich aus der Reihe gerücktes Carpal ist ganz ohne Analogie“ — so gelangt er auch bei *Hyrax* zu dieser Deutung. Vom Centrale, dem Trapezium nach DE BLAINVILLE, spricht er gar nicht; wahrscheinlich hat er das Skelet eines *Dendrohyrax* untersucht, bei dem das Centrale mit dem Trapezoid verwächst. Von dem nach seiner Darstellung noch fehlenden Trapezium glaubt er, daß es mit dem Trapezoid verschmolzen sei; diese Annahme sei durch die Analogie mit dem Hamatum wahrscheinlich gemacht.

1) LANGKAVEL, *Hyrax*. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Bd. III, p. 345.

2) DE BLAINVILLE, *Ostéographie des Mammifères*, Paris 1839 — 64, T. III, p. 27 ff.

3) GEGENBAUR, *Carpus und Tarsus*, 1864.

Einige Jahre später wird BRANDT<sup>1)</sup> durch seine Untersuchungen wieder zu der Ansicht CUVIER's zurückgeführt, nur betrachtet er, einer früher von CUVIER vertretenen Meinung folgend, das Centrale nicht als ein vom Scaphoid, sondern als ein vom Trapezoid losgelöstes Stück; dagegen schließt sich GEORGE<sup>2)</sup> im Jahre 1875 in seiner „Monographie du genre Damian“, wohl ohne Kritik, der Ansicht DE BLAINVILLE's wieder vollständig an.

Keiner der Forscher hatte bisher das freie Centrale von Hyrax als solches erkannt, und die Forscher, die sich später mit dem Carpus von Hyrax beschäftigten, wie GILL, FLOWER und COPE, fanden auch nicht die richtige Deutung, oder hatten wohl, wie FLOWER, Hyrax dorsalis (Dendrohyrax) untersucht, bei dem das Centrale mit dem Trapezoid verschmilzt. Daher bemerkt auch LEBOUCC in seiner Arbeit über das Os centrale in einer Fußnote, indem er sich auf FLOWER beruft, daß das Centrale bei Hyrax mit zur Bildung des Trapezoid verwendet werde<sup>3)</sup>.

In dem folgenden Jahre 1885 finden wir 3 Veröffentlichungen, die das Centrale von Hyrax betreffen. Die Priorität gebührt wohl BAUR, der in seiner schon vom Oktober 1884 datierten Arbeit „Ueber das Centrale carpi der Säugetiere“<sup>4)</sup> schreibt: „Hyrax capensis besitzt bekanntlich ein wohlentwickeltes freies Centrale.“ FLOWER ergänzt seine oben erwähnten Angaben, indem er in der 3. Auflage seiner „Osteology of Mammals“ vom Jahre 1885 über den Carpus von Hyrax capensis schreibt: „Es findet sich ein überzähliges Knöchelchen, das wahrscheinlich das Os centrale ist, obwohl es seiner Gestalt und Lage nach den Eindruck macht, als ob es ein losgelöstes Stück des proximalen Teiles vom kleinen Trapezbein wäre“<sup>5)</sup>. Endlich war es WERTHEIMER, der in Paris 3 Skelete vom Damian (D. de Syrie et D. du Gabon) untersuchte und das stetige Vorhandensein eines freien Os centrale im Carpus dieser Species nachwies<sup>6)</sup>.

1) JOH. FR. BRANDT, Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sciences de St. Pétersbourg, Série 7, T. XIV, No. 2.

2) GEORGE, Ann. des Sciences naturelles, Série 6, Zool. et Paléont., T. I, Art. No. 9, p. 97 ff.

3) H. LEBOUCC, Rech. sur la morphologie du carpe chez les Mammifères. Archiv de Biologie, T. V, 1884.

4) Zool. Anzeiger, 1885, Bd. X, p. 455—457.

5) Citirt nach der deutschen Uebersetzung vom Jahre 1888.

6) WERTHEIMER, Le carpe des Hyracoides. Compt. Rend. hebdom. des Séances d. l. Société de Biologie, 1885, p. 281.

Unterdessen aber hatte der Carpus von Hyrax von einem anderen Gesichtspunkte aus das Interesse der Forscher erregt. Nach dem Vorangange KOWALEWSKY's<sup>1)</sup>, der eine auf die Verwandtschaft begründete Einteilung der Ungulaten mit Hilfe ausgestorbener Formen versuchte, und einen Ausdruck der Verwandtschaft in dem Aufbau und den Artikulationsverhältnissen der Extremitäten, besonders von Carpus und Tarsus fand, wandten besonders die amerikanischen Gelehrten ihre Aufmerksamkeit diesem neuen Einteilungsprinzip zu. So untersuchte man auch den Carpus von Hyrax, ob er der eines Ungulaten oder der eines Unguiculaten sei. Dabei fand GILL<sup>2)</sup>, daß die beiden Reihen des Carpus wie bei den heutigen Ungulaten alternierten, und FLOWER<sup>3)</sup> teilte anfangs diese Meinung (cf. l. c. Fig. 92). HUXLEY<sup>4)</sup> und GEORGE<sup>5)</sup> dagegen fanden den Carpus „normal“, d. h. dem der Unguiculaten ähnlich, indem die gerade Verlängerung der Achse des 3. Mittelhandknochens das Os magnum und das Lunare schneidet. COPE<sup>6)</sup>, welcher 1882 schon auf die Uebereinstimmung des Carpus der Condylarthra mit dem der Hyracoidea hingewiesen hat, sagt in seiner Arbeit „The Classification of the Ungulate Mammalia“<sup>7)</sup>: „In the manus of Hyrax capensis (from VERREAUX, Paris) I find the following conditions of the carpus. The bones of the 2 series are articulated consecutively, and not alternately, they do not interlock, but inasmuch as the magnum is a little narrower than the lunar, the latter is just in contact (anteriorly) with the trapezoides (centrale) on the one side, and the unciform on the other.“ POUCHET und BEAUREGARD<sup>8)</sup> bestätigen die Beobachtungen von COPE, nur stellen sie fest — inzwischen war die richtige Deutung des Centrale, die COPE nur für möglich hielt (s. o.), allgemein anerkannt worden — daß das Intermedium mit dem Centrale und nicht mit dem Trapezoid einen kleinen Kontakt

1) KOWALEWSKY, Anthracotherium. Palaeontographica, Bd. XXII.

2) GILL, Arrangements of the families of Mammals. Miscellaneous Coll., 230, 1872.

3) FLOWER, Osteology of Mammals, London 1876.

4) HUXLEY, Anatomie der Wirbeltiere. Breslau 1873, p. 363.

5) GEORGE, l. c.

6) COPE, American Naturalist, 1882, p. 522.

7) COPE, Proceed. of the American Philos. Soc., held at Philadelphia, Vol. XX, 1883, p. 439 ff.

8) POUCHET et BEAUREGARD, Traité d'ostéologie comparée, Paris 1889.



hat. Dagegen findet RÜTIMEYER<sup>1)</sup>, daß „der Carpus vollständig gleich gebaut ist, wie bei dem Elefanten, mit streng serialer Anordnung seiner Teile, nur sind wiederum das 2. und 3. Stück so verschoben“ (gemeint ist, wie sich aus dem Zusammenhang ergibt, Mc. II und Mc. III), „daß sie nebst ihrer normalen Gelenkung noch einen kleinen Haltpunkt an dem zunächst nach außen liegenden Carpalstücken finden“. Auch OSBORN<sup>2)</sup> bestätigt „the strictly serial order“ und schreibt, daß „the metacarpals show decided lateral displacement“.

Einen neuen Gesichtspunkt bringt LEUTHARD<sup>3)</sup>, indem er das Verhältnis von Breite und Höhe im Carpus bei den einzelnen Ungulaten bestimmt und bei dem Vergleich der Carpi von Elephas, Phenacodus, Hyrax und Tapir findet, daß der Carpus von Hyrax immer noch breiter als hoch ist, daß seine einzelnen Elemente noch digital angeordnet sind, aber statt der indifferenten viereckigen Form mehr charakteristische Gestalt angenommen haben.

Endlich hat noch v. BARDELEBEN<sup>4)</sup> den Carpus und Tarsus von Hyrax auf das Vorhandensein eines Praepollex bzw. Praehallux untersucht, worüber er schreibt: „Naturally neither a Pp. nor a Ph. is present in the Ungulata vera nor in Hyrax.“

Der erste Bearbeiter des Tarsus vom Hyrax ist ebenfalls CUVIER, welcher wiederum in der 4. Aufl. der Rech. sur les ossem. foss.<sup>5)</sup> nach mehrfacher Aenderung seiner Ansichten den Tarsus des Damans folgendermaßen beschreibt: „Je ne connais aucun animal où la partie tibiale de l'astragale devie autant de la partie tarsienne. La première semble déjetée en-dehors, et ne tient à la seconde que par la moitié de leur diamètre commun. La poulie tibiale est peu profonde; la face scaphoïdienne est presque plane comme dans le Tapir et ne touche pas au cuboid. . .

1) RÜTIMEYER, Ueber einige Beziehungen zwischen den Säugetieren alter und neuer Welt. Abhandl. Schweizer. Pal. Ges. Zürich, Bd. XV, 1888, p. 12.

2) H. F. OSBORN, The evolution of the Ungulate foot, in: SCOTT and OSBORN, The Mammal. of the Uinta formation. Transact. of the Amer. Philos. Soc., Vol. XVI, 1889, p. 532.

3) FR. LEUTHARD, Ueber die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. V, 1891, p. 98 ff.

4) K. v. BARDELEBEN, On the bones and muscles of the mammal. hand and foot. Proc. Zol. Soc. London, Vol. XX, XXI, p. 356.

5) l. c. 1834, T. III, p. 269.

Le calcanéum est déprimé, et ne s'élargit pas dans sa partie antérieure.

Le scaphoïde porte deux cunéiformes, et le cuboïde un seul métatarsien. . . . Il y a sous la peau, au bord interne du pied un vestige, à la vérité très petit, de cunéiforme et de pouce; en sorte que cet ongle a quelque analogie avec celui des makis. . . . Je n'ai rien pu trouver sous le pied ni à son bord externe qui ressemblât à un vestige de cinquième doigt.“

Diese Darstellung CUVIER's ist für alle wichtigen Verhältnisse, wie sie der Tarsus eines erwachsenen *Hyrax capensis* zeigt, erschöpfend; nur ist nicht ganz klar, was CUVIER als „vestige de cunéiforme et de pouce“ ansieht. Auf seiner Tafel (l. c. Taf. LXV, Fig. 17) bildet er nur das Cuneiforme 1 ab. Nach MECKEL<sup>1)</sup> fehlt dieses Element dem Daman. Dieser Autor findet nur 6 Fußwurzelknochen. Seine Angaben aber über die eigentümliche Form des Astragalus stimmen mit denen CUVIER's überein. Auch WAGNER<sup>2)</sup> findet wie MECKEL nur 6 Knochen in der Fußwurzel, er erweitert aber CUVIER's Angaben von den Fingerrudimenten, indem er sagt: Daumen und 5. Finger fehlen, „beide nur durch ein schwaches Rudiment, das der Basis des 2. und 4. Mittelfußknochens ansitzt, repräsentiert“. DE BLAINVILLE<sup>3)</sup> spricht wie CUVIER den Rest des 1. Fingers als Cuneiforme 1 an, kann aber kein „vestige de pouce“ finden. Er giebt eine detaillierte Beschreibung der einzelnen Elemente des Tarsus und weist zuerst darauf hin, daß Tibia und Fibula beide nur mit dem Astragalus artikulieren, und behauptet, daß jedes Metatarsale nur mit „un seul tarsien“ artikuliert.

GEGENBAUR<sup>4)</sup> erwähnt nur das Vorhandensein des 1. Keilbeins, dagegen giebt BRANDT<sup>5)</sup> wieder eine ganz ausführliche Schilderung der einzelnen Tarsalelemente und ihrer Artikulation. Auch er konnte wohl das 1. Keilbein, aber kein Daumenrudiment finden. Irrtümlich giebt er an, daß „der unterste Saum der Fibula unten mit dem Calcaneus artikuliert“. Dagegen berichtigt er die Ausführungen DE BLAINVILLE's, betreffend die Artikulation der Metatarsalien an den einzelnen Knochen des Tarsus.

1) l. c. p. 454.

2) l. c. p. 311.

3) l. c. p. 31.

4) l. c. p. 111.

5) l. c. p. 31.

Ziemlich unklar ist mir folgender Satz aus der Beschreibung des Tarsus der Hyracoidea von HUXLEY<sup>1)</sup>: „Das Ende des inneren Knöchels gelenkt mit einem Fortsatz des Sprungbeines“ (s. u.). Wahrscheinlich<sup>2)</sup> hat HUXLEY ein Exemplar von *Dendrohyrax* untersucht, da er fortfährt: „Die Distalseite des letzteren Knochens besitzt eine Facette für das Würfelbein. Die 1. und 5. Zehe sind selbst nicht rudimentär vertreten.“

Die Angaben GEORGE'S<sup>3)</sup> kann ich übergehen, da er nur Citate aus CUVIER und DE BLAINVILLE giebt. Von einem neuen Bestandteil des Tarsus von *Hyrax* berichtet G. BAUR<sup>4)</sup> folgendermaßen: „Bei *Hyrax* finde ich zwischen Astragalus und Naviculare ein kleines Knochenstückchen.“ Dieses homologisiert er mit dem sogen. „Sesambein“ der Nager, in welchem er das ursprüngliche „Tibiale“ sieht. Ein Jahr später stellt BAUR<sup>5)</sup> in einer gegen v. BARDELEBEN'S, auf das „Intermedium tarsi“ gegründete Homologisierung des Carpus und Tarsus, gerichteten Arbeit noch fest, daß bei den Hyracoideen keine Andeutung einer Teilung des Astragalus vorhanden sei.

Inzwischen hatte man auch wieder bei Untersuchungen des Tarsus das Hauptgewicht auf die Artikulation gelegt, und COPE, der bekanntlich auf Grund der Artikulationsverhältnisse im Carpus und Tarsus sein System der Ungulaten aufstellte, findet<sup>6)</sup> CUVIER'S Angaben über den Tarsus von *Hyrax* bestätigt und zeigt, daß die Fibula am Astragalus, nicht aber am Calcaneus artikuliert. MARSH<sup>7)</sup> betont besonders, daß die „tarsals are not interlocking“ und daß *Hyrax* „three bones in first tarsal row“ besitzt, zwei Eigentümlichkeiten, welche die Hyracoidea mit den Urungulaten MARSH'S gemein haben.

Auch RÜTIMEYER<sup>8)</sup> beschreibt ausführlich, daß sich der Astragalus nur auf das Naviculare, der Calcaneus nur auf das Cuboid „stützt“, daß dagegen das Metatarsale 2 außer mit dem Tarsale 2

1) l. c. p. 363.

2) Cf. weiter unten OSBORN.

3) l. c. p. 98, 99.

4) G. BAUR, Zur Morphologie des Tarsus der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. X, p. 459.

5) G. BAUR, Bemerkungen über den Astragalus und das „Intermedium tarsi“ der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. XI, p. 478.

6) COPE, l. c. p. 441 und 444.

7) MARSH, l. c. p. 173 und 146.

8) l. c. p. 12 und 13.

auch mit dem Tarsale 3 artikuliert. In einer Fußnote erwähnt er, daß es bei *Hyrax sylvestris* durch sorgfältige Präparation gelingt, noch ein unzweideutiges Rudiment des 5. Fingers bloßzulegen.

Dieses den 5. Finger andeutende Knochenknötchen bespricht auch FLOWER<sup>1)</sup> bei *Hyrax*, allerdings ist nicht recht ersichtlich, bei welcher Art er es gefunden hat. Ferner soll nach ihm das von BAUR gefundene Tibiale häufig mit dem Naviculare verschmelzen.

Bezüglich der Artikulationsverhältnisse stimmen seine Angaben, wie auch die von POUCHET und BEAUREGARD<sup>2)</sup> mit denen von COPE und MARSH überein. POUCHET und BEAUREGARD bringen noch in der Erklärung zur Abbildung des Tarsus des *Daman* die vollständig neue Thatsache, daß die zwei „*cunéiformes sont plus ou moins complètement soudés*“.

Bei der Untersuchung des Fußbaues von *Dendrohyrax* und *Hyrax* fand OSBORN<sup>3)</sup> die wichtige Thatsache, daß bei *Hyrax* der Astragalus nur mit dem Naviculare artikuliert, während dieser Knochen bei *Dendrohyrax* (*H. arboreus*) auch eine Facette für das Cuboid hat (cf. weiter oben HUXLEY, p. 697). Ferner schreibt OSBORN, daß im Tarsus von *Hyrax* „the calcaneo-cuboidal articulation is actually in some cases below the level of the astragalo-naviculare“, wie bei *Phenacodus*. Dies hat LEUTHARDT<sup>4)</sup> nicht beobachten können, denn er schreibt: „Im Tarsusbau zeigt *Hyrax* große Ähnlichkeit mit *Phenacodus*, doch hat das Cuboideum bereits das Niveau des Naviculare erreicht.“ Nach LEUTHARDT ist keine Spur eines 1. oder 5. Fingers mehr zu finden, allerdings erwähnt auch er das Rudiment des Tarsale 1.

Die flache distale Facette des Astragalus (für das Naviculare) betrachtet LEUTHARDT als eine Modernisierung, während SCHLOSSER<sup>5)</sup> in ihr ein übereinstimmendes Merkmal zwischen *Hyrax* und den *Condylarthra* erblickte, in der flachen proximalen Facette aber einen ursprünglicheren Zustand als bei *Phenacodus* sah.

Wie man aus voranstehender Litteraturübersicht ersieht, herrscht über Aufbau, Zahl, Deutung und Artikulation der Elemente

1) FLOWER, l. c. p. 312 und 323.

2) POUCHET et BEAUREGARD, l. c. p. 170.

3) OSBORN, l. c. p. 537.

4) l. c. p. 112, 113.

5) SCHLOSSER, Beiträge zur Stammesgeschichte der Huftiere etc. Morph. Jahrbuch, Bd. XII, 1887, p. 33, 34.



sowohl des Carpus wie auch des Tarsus durchaus keine Klarheit, woran wohl einestheils die bis vor kurzem noch sehr mangelhafte systematische Durcharbeitung der Familie der Hyracoidea schuld war, anderenteils aber auch das vollständige Fehlen einer embryologischen Untersuchung, welche außer der Menge der dabei in Betracht kommenden Fragen noch besonders deshalb sehr lohnend sein mußte, weil die Entwicklungsgeschichte dieses altertümlichen Carpus vielleicht Aufklärung über den Carpusbau der ältesten Säugetiere geben konnte.

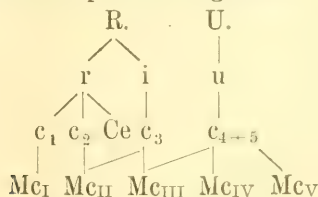
Es sei mir daher gestattet, an dieser Stelle Herrn Professor KÜKENTHAL meinen Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit, für seine Hilfe während derselben und für die Ueberlassung seines kostbaren Materials, einer Serie von Hyrax-Embryonen.

Ehe ich an die Darstellung meiner Befunde an den Embryonen gehe, möchte ich eine Beschreibung vom Carpus und Tarsus des erwachsenen *Hyrax syriacus* geben, als Resultat einer mit allen Kriterien und Fingerzeigen, welche mir die früheren Arbeiten gaben, angestellten Untersuchung von 2 erwachsenen Exemplaren der Species. Von dem ersten Tier erhielt ich die Hinterextremität als Trockenskelet, die Vorderextremität mit den Bändern und Sehnen in Alkohol aufbewahrt, von dem zweiten Tier habe ich beide Extremitäten selbst aus dem Fell herauspräpariert.

## A. Erwachsendes Tier.

### Der Carpus.

Das Schema des Carpus ist folgendes:



Daraus kann man die Zahl, Anordnung und Deutung der Carpalknochen ersehen. Daß der innerste Knochen der zweiten Reihe in der That ein Carpale und kein Metacarpale (DE BLAINVILLE, GEGENBAUR) ist, ergibt sich aus seiner Artikulation mit dem Radiale und aus seiner Entwicklung (s. Fig. 3 u. 4, Taf. XXXIII).

Radius und Ulna, welche bekanntlich durch Bindegewebe fest verbunden sind, bilden, zur Gelenkverbindung mit den Carpalien der ersten Reihe 4 Gelenkflächen aus, die Ulna eine, der Radius 3. Die Ulna bietet nur dem Ulnare, der Radius dagegen mit 2 Gelenkflächen, die einander zugeneigt sind, dem Intermedium und mit einer Gelenkfläche dem Radiale Insertion. Dementsprechend sind auch die proximalen Gelenkflächen der Carpalien der ersten Reihe ausgebildet; jedoch entspricht die ulnarwärts gerichtete Facette des Intermediums nicht ganz der korrespondierenden des Radius, weil sich hier eine breite, durch Bindegewebe ausgefüllte Lücke zwischen Intermedium und Ulnare findet. Das sehr große Pisiforme ist kaum sichtbar, wenn man auf den Carpus von oben blickt. Es findet seine einzige Knochenstütze an der plantaren Seite des Ulnare.

Einen Gegensatz zu der mannigfaltig ausgestalteten proximalen Gelenkfläche stellt die distale der ersten Reihe dar. Diese bildet eine kuppelartig nach oben gewölbte einheitliche Gelenkfläche, an der sich alle 3 Elemente beteiligen (vergl. Fig. 6, Taf. XXXIII). Den getreuen Ausguß dieser Kuppel stellt das proximale Gelenk der zweiten Reihe dar, welches in abnehmender Größe von dem  $c_{4+5}$ , dem  $c_3$ , dem Centrale, dem  $c_2$  und  $c_1$  gebildet wird. Das Centrale in einer vom  $c_3$  und  $c_2$  gebildeten kleinen Ecke liegend, fügt sich also vollständig der zweiten Reihe ein. Dabei muß hervorgehoben werden, daß der Carpus von *Hyrax syriacus* den reinen serialen Bau aufweist, daß sich also das Ulnare nur auf das  $c_{4+5}$ , das Intermedium nur auf das  $c_3$  und nur das Radiale sich auf das Centrale und  $c_2$  und  $c_1$  stützt (cf. das Schema p. 699). Es findet also keine Berührung, noch weniger eine Artikulation des Centrale mit dem Intermedium statt. Ebenso berührt das Intermedium, wie schon G. BAUR<sup>1)</sup> gezeigt hat, nie das Carpale 2, ein Verhalten, das dadurch interessant wird, daß WEITHOFER<sup>2)</sup> eine geringe Ueberlagerung des  $c_2$  am Carpus von *Elephas* nachweisen konnte.

Besonderes Interesse beansprucht auch die Verbindung der Metacarpalien mit dem Carpus, weil diese Gelenkung sowohl von KOWALEWSKY als auch von COPE systematisch verwertet worden ist.

1. G. BAUR, Bemerkungen zu dem Carpus der Proboscidiier im allgemeinen. Morph. Jahrb., 1889, Bd. XV, p. 481.

2. WEITHOFER, Einige Bemerkungen über den Carpus der Proboscidiier. Morph. Jahrb., 1888, Bd. XIV, p. 507—516.

Wie bei der Urform der Ungulatenextremität, wie sie KOWALEWSKY aufgestellt hat (*Anthracotherium* p. 143), und wie bei *Phenacodus* besitzt das  $Mc_{II}$  noch eine ulnare Facette für das  $c_3$  und das  $Mc_{III}$  eine solche für das  $c_{4+5}$  (vergl. Fig. 6, Taf. XXXIII). An dem Hamatum artikulieren außerdem noch mit je einer Gelenkfläche das  $Mc_{IV}$  und  $Me_r$ , und zwar nur ersteres distal. Das  $Me_r$  aber artikuliert seitlich in einer wohlausgebildeten vertieften Facette (vergl. Fig. 5, Taf. XXXIII). Es ist dies ein Punkt, den ich hervorheben möchte, da die von CUVIER, LEUTHARDT, STEINMANN (*Elemente der Paläontologie*) POUCHET et BEAUREGARD gegebenen Abbildungen in dieser Beziehung alle ungenau sind, nur die Abbildung DE BLAINVILLE's (Taf. III) entspricht den thatsächlichen Verhältnissen.

Der Carpus in seiner Gesamtheit erscheint gewölbt, so als ob der ursprünglich ebene Carpus an seinen beiden Seiten nach unten gebogen wäre, oder wie man sich im Sinne LEUTHARDT's ausdrücken könnte, er ist im Begriff sich nach unten „aufzurollen“. Daraus erklärt es sich, daß das Pisiforme nicht zu sehen ist, wenn man oben auf den Carpus blickt, und daß das Rudiment des 1. Fingers seitlich unter dem 2. Finger liegt.

Das Verhältnis von Höhe zur Breite des ganzen Carpus ist nach LEUTHARDT bei *Hyrax capensis* wie 0,7:1,2 = 100:171, nach meinen Messungen bei *Hyrax syriacus* wie

$$0,8:1,35 \text{ cm} = 100:169.$$

Die Knochen der zweiten Reihe nehmen von der ulnaren zur radialen Seite beständig an Größe ab, in der ersten Reihe ist auch das Ulnare das größte Element, das Radiale erscheint aber wegen des Fortsatzes, mit welchem es noch das  $c_1$  erreicht, von mindestens gleicher Größe wie das Intermedium.

Einen neugefundenen Bestandteil des Carpus muß ich aber hier noch erwähnen, der bis jetzt stets, sogar von v. BARDELEBEN, übersehen wurde, obwohl ich diesen Knorpel in jedem Carpus der 2 von mir untersuchten Exemplare finden konnte, allerdings auch erst, nachdem ich durch Entdeckung des Elements bei Embryonen darauf aufmerksam geworden war. Es ist dies eine Knorpelspange, welche seitlich unten am Radiale ansetzt und längs des Carpus schräg nach unten zieht, wo sie in dem radialen Tastballen endet. Dieses Element gleicht augenscheinlich stark dem „Praepollex“ wie ihn EMERY<sup>1)</sup> von den Nagetieren, speciell vom

1) EMERY, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Anat. Anz., 1890, Bd. V, p. 288 ff.

Kaninchen, beschreibt. In seiner Form und Richtung ist es auffallend ähnlich dem „Praehallux“, wie ihn v. BARDELEBEN von *Dasypus* und *Bathyergus* abbildet<sup>1)</sup>, oder auch dem Praepollex von *Centetes* (l. c. Fig. 2), nur verläuft es bei *Hyrax* mehr schräg nach unten. Ich setze daher dieses Gebilde dem „Praepollex“ BARDELEBEN's homolog und werde es auch in Zukunft der Kürze halber so nennen. Die Maße waren beim erwachsenen Tier folgende:

Länge (größte dorso-volare Ausdehnung): 4,5 mm

Breite (größte proximo-distale Ausdehnung): 1,8 „

Dicke (größte ulnar-radiale Ausdehnung): 0,8 „

Es ist sicherlich von größtem Interesse, daß 2 so primitiv gebaute Carpi, wie die von *Elephas* und *Hyrax*, deren Ähnlichkeit, die aber nur eine „zufällige“ Erscheinung (SCHLOSSER, l. c. p. 7) sein soll, allbekannt ist, auch in dem Vorhandensein eines „Praepollex“ übereinstimmen. WEBER<sup>2)</sup> betrachtet den „Praepollex“ von *Elephas* als einen „sekundären Erwerb, funktioneller Gründe wegen“, und auch bei *Hyrax* liegt die physiologische Erklärung für das Auftreten eines „Praepollex“ nahe genug.

Im ulnaren Tastballen liegt nämlich das ansehnliche Pisiforme und bildet da für die Hand beim Aufstellen eine feste Stütze. Um auch der radialen Seite eine Stütze zu geben, bildete sich jene Knorpelspange aus. Solcher Stützen bedurfte *Hyrax* um so mehr, als er durch festes Anpressen seiner Fußsohlen an die Unterlage die zwischen den Tastballen befindliche Luft herausdrängen kann und, sich auf diese Weise an Bäume und Felsen ansaugend, befähigt ist, sogar senkrechte Flächen zu erklimmen<sup>3)</sup>. Es leuchtet ein, daß dazu die Ausbildung einer radialen Stütze notwendig war, nachdem einmal das Pisiforme auf die untere ulnare Seite des Carpus gelangt war. Immerhin ist das Auftreten dieses Gebildes schon auf frühen embryonalen Stadien bei einem so primitiven Tier mit — was von Wichtigkeit ist — funktionslos gewordenem 1. Finger merkwürdig genug und scheint mir in Verbindung mit dem Auftreten eines Praehallux beim embryonalen

1) BARDELEBEN, l. c. Taf. XX, Fig. 1 und 4.

2) M. WEBER, Studien über Säugetiere, II. Teil, Jena 1898, p. 141.

3) MOHNICKE, Ueber das Vermögen verschiedener Säugetiere, sich mittelst des atmosphärischen Druckes u. s. w. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie, Bd. XXXII, p. 388—406.



Tarsus die Ansicht v. BARDELEBEN's und EMERY's zu stützen, in dem Praepollex bezw. Praehallux die Spur eines radialen Strahles zu sehen.

### Der Tarsus.

Bei dem Tarsus ist die Wölbung bedeutend weniger auffallend, als bei dem Carpus; der Grund hierfür liegt augenscheinlich in der fast vollständigen Reduktion des 1. und 5. Fingers. Trotzdem ist aber kein Knochen des Tarsus verschwunden, sondern man findet außer allen kanonischen Elementen noch, wie BAUR<sup>1)</sup> gezeigt hat, bisweilen ein drittes in der ersten Reihe, das „Tibiale“. Dieses habe ich bei den erwachsenen Exemplaren nicht als selbständiges Knöchelchen nachweisen können, die embryologische Untersuchung zeigte mir aber, daß ein rundlicher Fortsatz an der tibialen Seite des Astragalus dem Tibiale BAUR's entspricht. Dieser Fortsatz bildet die distale untere Ecke der tibialen Seite des Astragalus und artikuliert noch etwas mit dem Naviculare. An der Gelenkfläche ist er fest und ohne Spur der einstigen Trennung mit dem Astragalus verwachsen, während an der Seite eine deutliche Lücke, welche von Knochenbälkchen durchsetzt ist, die noch bestehende Verwachsung andeutet. Nach BAUR verwächst das Tibiale auch mit dem Naviculare, und bei dem von HUXLEY untersuchten Tier mag es wohl den Fortsatz des Astragalus gebildet haben, der mit den Cuneiforme 1 artikuliert (cf. p. 697).

Ueber die eigentümliche Form des Astragalus haben bereits CUVIER, DE BLAINVILLE und BRANDT ausführlich berichtet. Ich möchte nur hinzufügen, daß auch bei *Hyrax syriacus* der Astragalus distal nur mit dem Naviculare artikuliert, daß aber seine proximale Gelenkfläche für die Tibia nicht flach, sondern vertieft ist, und daß er für die Gelenkung mit der Fibula eine stark vertiefte seitliche Facette besitzt. Der Malleolus der Tibia ist  $\frac{1}{2}$  mal so breit als das zwischen Malleolus und Fibula liegende Stück des Astragalus. Der Calcaneus artikuliert auch bei *Hyrax syriacus* distal nur mit dem Cuboid; betreffs seiner sonstigen Ausbildung verweise ich auf die ausführliche Beschreibung bei BRANDT<sup>2)</sup>. Auch der dort gegebenen Beschreibung des Cuboids und des Naviculare habe ich nichts hinzuzufügen. Die Beobachtung von POUCHET

1) BAUR, Morph. Jahrb., Bd. X, p. 459.

2) l. c. p. 31.

und BEAUREGARD, daß die Tarsalia 3 und 2 miteinander verwachsen, kann ich bestätigen. Aeußerlich war die Verwachsung nicht zu bemerken, da die Knochengrenzen noch erhalten waren. Das Rudiment des 1. Tarsale ist sehr klein und schmiegt sich, ganz in Bindegewebe eingeschlossen und daher beim Präparieren leicht zu übersehen, innig an das Naviculare an. Es berührt weder das Tarsale 2 noch das Metatarsale II mehr, wie auch schon BRANDT beobachtet hat.

Ein freies Rudiment des 5. Fingers habe ich nicht nachweisen können, die Untersuchung der Embryonen zeigte mir, was mit dem gelegentlich frei auftretenden Ueberrest des 5. Fingers in der Regel geschieht.

Entgegen der Beobachtung OSBORN's<sup>1)</sup>, daß sich die Astragalo-Naviculare-Artikulation in einer etwas höheren Ebene befindet als die Calcaneo-Cuboideal-Artikulation, kann ich die Angabe LEUTHARDT's<sup>2)</sup> bestätigen, daß das Cuboid bereits das Niveau des Naviculare erreicht hat. Wie das Intercarpalgelenk, so bildet auch das Intertarsalgelenk eine gleichmäßige Fläche, dagegen findet sich zum Zwecke einer größeren Befestigung wieder eine mannigfachere Artikulation im Tarso-Metatarsalgelenk. Diese Gelenkung findet in 3 Ebenen statt. Am weitesten proximalwärts ragt das Tarsale 3, am wenigsten weit das Tarsale 2 (vergl. Fig. 9 u. 11, Taf. XXXIII). Daraus resultiert bei dem engen Zusammenschluß der Metatarsalien, daß das Metatarsale 4 eine kleinere und das Metatarsale 2 eine größere seitliche Gelenkfacette für das Tarsale 3 hat. Die erstere ist wegen ihrer Kleinheit wahrscheinlich von BRANDT übersehen worden.

In seinem ganzen Habitus gleicht der Tarsus am meisten, wie schon SCHLOSSER hervorgehoben hat, dem der subungulaten Nager, z. B. dem von Cavia, Hydrochoerus, andererseits aber auch dem der Rhinocerotiden.

## B. Die Befunde an Embryonen.

Zu meinen Untersuchungen standen mir 7 Embryonen von Hyracoiden zur Verfügung. Den ältesten und den jüngsten verwendete ich nicht, weil ersterer von einem Dendrohyrax

1) l. c. p. 537.

2) l. c. p. 133.

stammte und nur wenig größer war als der zweitgrößte Embryo; der jüngste Embryo aber von *Hyrax capensis* befand sich noch auf einem zu frühen Stadium. In dem embryonalen Gewebe seiner Extremitätenanlage hatte sich eben eine centrale Masse von Vorknorpel entwickelt. So blieb mir noch eine Serie von 5 Embryonen von *Hyrax syriacus* vom Sinai. Der älteste von diesen zeigte äußerlich bereits die ersten Spuren des Haarkleides in Gestalt von langen, einzeln stehenden, borstenförmigen Haaren, die in über den ganzen Körper verlaufenden Längsreihen angeordnet waren.

Die Länge der einzelnen Embryonen, die ich auch späterhin mit den vorgesetzten römischen Ziffern bezeichnen werde, war:

Embryo	I	Schnauzen-Steißlänge	10,7	cm
„	II	„	9,0	„
„	III	„	8,15	„
„	IV	war anderer Untersuchungen wegen bereits dekapitiert, die „ganze Länge“ war mit 4,8 cm angegeben,		
„	V	war auch ohne Kopf, Länge war nicht angegeben.		

In Bezug auf die histologische Ausbildung der Extremitäten befanden sich Embryo V und IV in der Periode des hyalinen Knorpels, und zwar Embryo V auf einem sehr frühen, Embryo IV ungefähr auf dem mittleren Stadium, so daß alle Knorpel gut differenziert, aber noch keine Gelenkspalten ausgebildet waren. Embryo III stand wohl auf der Grenze zwischen der genannten Periode und der Periode der Ossifikation, welcher Embryo II und I angehörten. Die Carpalelemente waren aber auch hier noch nur als Knorpel ausgebildet.

Bei allen diesen Embryonen waren an der Vorderextremität nur 4 und an der Hinterextremität nur 3 Finger äußerlich deutlich wahrzunehmen.

### Der Carpus.

Vergleicht man die Entwicklung des Carpus von *Hyrax* mit der anderer Säugetiere, z. B. der der Katze oder Ratte, so fällt eine gewisse Uebereinstimmung im Bau des Carpus vom erwachsenen Tier bis zum jüngsten Embryo bei *Hyrax* auf. Mit wenigen Ausnahmen ist die Zahl und Anordnung der Elemente überall die nämliche. Diese Thatsache kann nicht überraschen,

wenn man bedenkt, daß Hyrax alle kanonischen Elemente des Säugetiercarpus frei besitzt, und daß die Anordnung derselben eine sehr altertümliche ist, wie uns die Paläontologie lehrt, welche Ansicht nun durch die Embryologie ihre Bestätigung findet.

Auch die oben besprochene Wölbung des Carpus findet sich schon bei den Embryonen, allerdings ist der Carpus um so flacher, je jünger der Embryo ist.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wende ich mich nun der speciellen Beschreibung des Carpus der einzelnen Embryonen zu.

### Embryo V.

Der jüngste von mir untersuchte Embryo zeigte folgende Verhältnisse (Fig. 1, Taf. XXXIII). Radius und Ulna, welche noch nicht verwachsen sind, sind an ihrem distalen Ende ungefähr gleich breit, während bei dem erwachsenen Tier der Radius etwas breiter ist. Bei den Carpuselementen aber findet man auch hier schon die Abnahme der Größe von der ulnaren nach der radialen Seite zu. Der seriale Bau ist trotz der fehlenden Gelenkspalten aufs schönste ausgeprägt. In der geradlinigen Fortsetzung der Ulna befindet sich das Ulnare, das  $c_{4+5}$  und das  $Mc_{II}$ , in der des Radius das Intermedium, das  $c_3$  und das  $Mc_{III}$ . Eine Gerade, durch den Zwischenraum von Radius und Ulna gezogen, schneidet in ihrer Verlängerung kein Skeletelement, sondern fällt zwischen Intermedium,  $c_3$  und  $Mc_{III}$  einerseits und Ulnare,  $c_{4+5}$  und  $Mc_{IV}$  andererseits, teilt also den Carpus in eine radiale und eine ulnare Hälfte. Das Intermedium hat also auch auf diesem frühen Stadium keine Beziehungen zur Ulna. Der Radius trägt noch das Radiale. Zwischen dieses und das  $c_2$  schiebt sich das Centrale ein, das durch seine verhältnismäßige Größe auffällt. Es ist ungefähr ebenso groß wie das Radiale und ist wie dieses in der histologischen Differenzierung den übrigen Carpalien voraus. Das Centrale lehnt sich an das  $c_3$  an, ohne dessen Form zu beeinflussen, zu dem  $c_1$  hat es keine Beziehungen. Letzteres ist als ein kugeligter Knorpel angelegt, der distalwärts in derselben Ebene endet, wie die anderen Carpalia der zweiten Reihe, und der das  $Mc_I$  trägt. Die Spuren der Wölbung des ganzen Carpus machen sich auch hier bemerklich, insofern als das  $Mc_I$  erst auf den tief geführten Schnitten erscheint, jedoch liegt der 1. Finger durchaus nicht unter



dem 2. Finger, er ist ihm auch nicht längs gelagert, sondern divergiert ziemlich stark mit ihm. Angelegt sind von dem 1. Finger das Metacarpale und eine Phalange. Beide zeigen auch schon bei diesem frühen Stadium die Rückbildung des Daumens.

Zwischen Radiale und  $c_1$  schiebt sich seitlich vom  $c_2$  noch ein accessorisches Element ein, das auf 3 Schnitten sichtbar ist (s. Fig. 2, Taf. XXXIII). Da über die Deutung der anderen Carpalelemente kein Zweifel bestehen kann, so muß man es als ein accessorisches Element betrachten, das seiner Lage zwischen distalen und proximalen Carpalien nach als ein Element der centralen Reihe — indem ich der Nomenklatur von THILENIUS<sup>1)</sup> folge — wird angesehen werden müssen. Dieses Centrale ist bisher noch nicht beschrieben worden, und dem Gebrauch folgend, die Carpalelemente von der radialen nach der ulnaren Seite zu zählen, muß man es wohl als Centrale 1 bezeichnen, während die anderen bisher bekannten 4 jedes in der Numerierung um eins heraufzücken. Das Element findet sich in der gleichen Lage und Ausbildung auch in der anderen Hand. Ob man in diesem Element vielleicht die erste Anlage des Praepollex sehen könnte, lasse ich dahingestellt sein, mir erscheint dies fraglich, da man dann erst eine komplizierte Wanderung des Elements annehmen müßte, außerdem habe ich auch bei dem nächst älteren Embryo nichts gefunden, was diese Ansicht stützen könnte. Allerdings hat es morphologisch dieselbe Lage wie das sogenannte „radiale Sesambein“ von *Pithecus inuus* (cf. BAUR, Anat. Anz., Bd. IV, p. 49).

Das Pisiforme ist bei diesem Embryo bereits in fast gleichem Größenverhältnis wie bei dem erwachsenen Tier und histologisch mit den Carpalien übereinstimmend ausgebildet. Nur erscheint es zum größten Teil in den Carpus einbezogen, da es auf den tiefer geführten Schnitten das Ulnare mehr und mehr verdrängt und sich zwischen dieses und die Ulna einschiebt.

Da das Perichondrium noch nicht ausgebildet war, und sich die meisten Carpalknorpel nur als helle Partien aus dem embryonalen Gewebe heraushoben, konnte eine Frage nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es schien nämlich, als ob das Intermedium auf den tiefer geführten Schnitten verschwände, und dafür ein neues Element an seine Stelle träte. Dieses Verhalten wäre

1) THILENIUS, Untersuchungen über die morpholog. Bedeutung access. Elemente am menschl. Carpus (und Tarsus). Morphol. Arb., Bd. V, Heft 3.

von großem Interesse, da es das Vorkommen eines 2. Centrale, das ich bei Embryo IV ausgebildet fand, bei allen jüngeren Stadien wahrscheinlich machen würde. Aus dem angegebenen Grunde erlaubten die Längsschnitte eine klare Entscheidung nicht, und die andere Hand war schon bereits früher verarbeitet. So war es mir unmöglich, den Nachweis an Querschnitten zu führen.

Die Beziehungen zwischen Carpus und Metacarpus sind einfach. Jedes Carpale trägt distal sein Metacarpale; an das Hamatum aber lehnt sich auch hier schon seitlich das *Mc<sub>I</sub>* an. Ebenso ist auch schon bei diesem Embryo die später eintretende Verschiebung des *Mc<sub>II</sub>* und *Mc<sub>III</sub>* zum  $c_3$  bzw.  $c_{4+5}$  angedeutet durch eine geringe Divergenz ihrer Längsachsen mit denen ihrer Carpalien.

Eine Andeutung der Trennung des Hamatum konnte nicht beobachtet werden.

#### Embryo IV (Fig. 3—5).

Der Carpus dieses Embryo ist der bei weitem interessanteste. Radius und Ulna sind auch hier noch nicht verwachsen, ihre distalen Enden berühren sich aber schon seitlich. Die Ulna erscheint hier etwas stärker als der Radius. Die Gelenkfläche der Ulna für das Ulnare liegt quer, die des Radius für das Intermedium und Radiale zieht schräg nach unten. Allenthalben sieht man den Uebergang von den Verhältnissen, wie sie Embryo V zeigt, zu den definitiven. Das Centrale ist im Wachstum gegen das Radiale zurückgeblieben, es schmiegt sich inniger an das  $c_3$  an. *Mc<sub>II</sub>* und *Mc<sub>III</sub>* haben bereits ihre Gelenkflächen am  $c_3$  bzw.  $c_{4+5}$  erhalten, und der 1. Finger divergiert nicht mehr so stark mit dem 2. Finger. Das Carpale 1 ist allerdings noch nicht verlängert, und dieser Embryo zeigt deutlich, daß wir es hier mit einem Carpale und keinem Metacarpale zu thun haben (s. Fig. 3 und 4, Taf. XXXIII). Das *Mc<sub>I</sub>* gelenkt wieder seitlich am Hamatum, ja es reicht sogar so weit herauf, daß es Beziehungen zum Ulnare erhält. Das Pisiforme, das histologisch dadurch als zurückgeblieben erscheint, daß ihm das Perichondrium fehlt, gehört auch hier noch in den Carpus, berührt die Ulna und liegt seitlich neben dem Ulnare. Diese Lage des Pisiforme findet sich auch an dem von v. BARDELEBEN abgebildeten Carpus des fossilen Theriodesmus pylarchus, der uns später noch interessieren wird.

In Bezug auf den serialen Bau zeigen beide Hände von diesem Embryo eine interessante Verschiedenheit. In dem Carpus der

linken Hand artikuliert das Intermedium distal nur mit dem  $c_3$ , in dem der rechten Hand hat es bei sonst gleichmäßiger Ausbildung noch eine kleine Gelenkfacette für das  $c_4 + 5$ . Diese Tatsache zeigt wohl deutlich, daß zuweilen kleine Abweichungen vom serialen Bau auftreten, denen aber keine zu große morphologische Bedeutung zugesprochen werden darf. In dem vorliegenden Falle wird die Ursache für das Uebergreifen des Intermedium in der mangelhaften Ausbildung des Ulnare zu suchen sein, welches im Vergleich zu dem der linken Hand auffallend schmal erscheint.

Eine wirkliche Störung des serialen Baues erleidet aber der Carpus beider Hände in den tieferen Schichten durch das Auftreten eines histologisch den anderen Carpalien gleichwertigen, wohl umgrenzten Elementes, eines **zweiten Centrale**. Dieses tritt auf den Schnitten zuerst am distalen Ende des Intermedium auf und liegt in der rechten Hand zwischen Intermedium,  $c_3$ ,  $c_4 + 5$  und Ulnare (s. Fig. 5, Taf. XXXIII). Demgemäß ist es nach THILENIUS<sup>1)</sup> als ein Centrale 4 zu bezeichnen, oder nach der Auffindung eines accessorischen, zwischen Radiale und  $c_1$  gelegenen Centrale 1 (s. oben) als Centrale 5. In der linken Hand liegt es mehr radialwärts. In beiden Händen verdrängt es — in der linken Hand sehr rasch — volarwärts das Intermedium und setzt sich an dessen Stelle, so daß dieses Centrale in der Tiefe des Carpus Beziehungen zum Radius und zum Radiale bekommt. Sein weiteres Schicksal aber ist wieder verschieden; in der rechten Hand verschmilzt es mit dem Pisiforme, nachdem auf den Schnitten das trennende Ulnare verschwunden ist, in der linken erhält es sich isoliert. Dafür verschmilzt hier der volare Teil des Ulnare mit dem Pisiforme.

Vergleicht man die beiden 2. Centralia in beiden Händen, so findet man als wesentliches Kennzeichen für die Homologie die Lage zwischen Intermedium und  $c_3$ , die weitere Ausgestaltung und Lage hängt von der Ausbildung der anderen Carpalia ab. Dieses Element ist durchaus nicht neu. THILENIUS<sup>2)</sup> wies es bei Embryonen vom Mensch und von *Cavia cobaya* nach, KÜKEN-THAL<sup>3)</sup> entdeckte es bei einem Embryo von *Beluga leucas*,

1) l. c. p. 480.

2) l. c. p. 480 u. 509.

3) W. KÜKEN-THAL, Vergleichend-anatomische und entwickelungs-geschichtl. Untersuch. an Waltieren. Kap. 2. Die Hand der Cetaceen. Denkschr. d. Med.-naturwiss. Gesellsch. zu Jena, Jena 1893.

MAISONNEUVE<sup>1)</sup> fand es isoliert bei *Vespertilio murinus* und von einem erwachsenen *Centetes madagascariensis* beschreibt es K. v. BARDELEBEN<sup>2)</sup>. Ferner stellt v. BARDELEBEN<sup>3)</sup> an dem von SEELEY beschriebenen *Carpus* von *Theriodesmus pylarchus* aus der Trias von Südafrika das Vorhandensein eines 2. Centrale fest, welches dem vorliegenden entspricht. Wir haben es also wohl in diesem Centrale mit einem sehr alten, längst rückgebildeten Bestandteil der Säugetierextremität zu thun, wie sein Auftreten in so vielen Ordnungen beweist, und es dürfte sich wohl verlohnen, nach Homologien bei den niederen Wirbeltieren zu suchen. Betrachtet man z. B. die bekannte Abbildung des *Carpus* von *Chelydra serpentina*, die GEGENBAUR (*Carpus* und *Tarsus*, 1864, Taf. II) giebt, so drängt sich die Vermutung auf, daß das Centrale von *Chelydra serpentina*, das zwischen Intermedium und  $c_3$  liegt, dem 2. Centrale der Säugetiere homolog sei. Bewiesen wird diese Vermutung durch die Entdeckung eines 2. Centrale bei *Chelydra serpentina* und *Chelymys victoriae* durch G. BAUR<sup>4)</sup>. Bei beiden findet sich außer dem Centrale zwischen Intermedium und  $c_3$  noch daneben liegend ein anderes zwischen Intermedium und  $c_2$  und  $c_1$ , also in der typischen Lage des bekannten Centrale im Säugetiercarpus. Dies nur ein Beispiel. — Auch bei diesem Embryo konnte eine Trennung oder Andeutung einer solchen am Hamatum nicht beobachtet werden.

Ganz in der Tiefe des *Carpus* seitlich unter dem Radiale fand sich eine Anhäufung skeletogenen Gewebes, in welcher man wohl die ersten Spuren des Praepollex zu erblicken hat.

### Embryo III—I (Fig. 6—8).

Die Beschreibung des *Carpus* der 3 ältesten Embryonen möchte ich zusammenfassen, da sie nur geringfügige Verschiedenheiten aufweisen. Bei sonst gleichförmiger Ausbildung zeigen sie

1) MAISONNEUVE, *Traité de l'ostéologie et myologie du Vespertilio murinus*, Paris 1878.

2) K. v. BARDELEBEN, *Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets*. Jen. Sitzungsberichte in Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XIX, p. 84.

3) K. v. BARDELEBEN, *Praepollex und Praehallux*. Anat. Anz., Bd. IV, 1889, Suppl., p. 106—113.

4) G. BAUR, *Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugetiere*. Anat. Anz., Bd. IV, p. 49.



alle die Tendenz sich dem definitiven Zustand zu nähern, wie er oben geschildert wurde. Abweichend von diesem ist bei allen 3 Embryonen eine Berührung des  $Mc_I$  mit dem Ulnare zu beobachten, was in Verbindung mit einem manchmal deutlicher ausgebildeten distalen Fortsatz des Ulnare und der seitlichen Gelenkung des  $Mc_I$  am Hamatum die Vermutung nahelegen könnte, daß man das  $c_5$  vielleicht nicht im Hamatum, sondern im Ulnare zu suchen hätte, wie dies KÜKENTHAL<sup>1)</sup> bei einigen Beluga-Embryonen nachweisen konnte. Jedoch fehlen hierfür bei Hyrax klare Beweise. Das Pisiforme wandert immer mehr aus dem Carpus heraus auf die volare Seite des Ulnare, doch behält es bei allen Embryonen die Artikulation mit der Ulna (vergl. Fig. 5, Taf. XXXIII). Das Radiale artikuliert auf den oberflächlichst geführten Schnitten nur mit dem Centrale (s. Fig. 6, Taf. XXXIII), dies wird tiefer vom  $c_2$  und dies wieder vom  $c_1$  verdrängt. Letzteres hat sich schon bei Embryo III in die Länge gestreckt; der Längendurchmesser des  $c_1$  verhält sich zum Querdurchmesser wie 3:2, bei Embryo I wie 3:1.

Die Verbindung des  $Mc_{II}$  und  $Mc_{III}$  mit dem  $c_3$  bzw.  $c_{4+5}$  ist überall in den obersten Schnitten durch den Carpus gut ausgebildet. Tiefer verliert sich diese, und ganz tief findet sogar umgekehrt das  $Mc_{III}$  eine Stütze am  $c_2$ .

Den serialen Bau zeigt Embryo I in derselben Reinheit wie das erwachsene Tier. Bei Embryo II und III trat insofern eine Störung ein, als ein Fortsatz des Intermedium, der dieselbe Lage einnahm wie das 2. Centrale bei Embryo IV, das Hamatum überragte (s. Fig. 6, Taf. XXXIII). Wahrscheinlich war bei diesen Embryonen früher auch ein 2. Centrale angelegt, das mit dem Intermedium verschmolz und sich noch in jenem Fortsatz markiert. Damit stimmt auch überein, daß dieser Fortsatz bei dem etwas älteren Embryo II schon weniger hervortrat.

Bei Embryo III ließ sich auch eine geringe Ueberlagerung des Centrale durch das Intermedium beobachten (s. Fig. 6, Taf. XXXIII).

Es bleibt mir nun noch übrig, ein Element zu beschreiben, daß zum erstenmal in deutlich erkennbarer Form bei Embryo III, und dann in ziemlich gleicher Ausbildung auch bei Embryo II und I auftritt, den sogenannten Praepollex.

1) KÜKENTHAL, Mitteilungen über den Carpus des Weißwals. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1893, p. 59.

Von den Spuren desselben habe ich bereits bei Embryo V und IV gesprochen; leider fehlt mir ein Zwischenstadium zwischen IV und III, das von dem Uebergang Aufschluß gäbe. Bei Embryo III erscheint der Praepollex wenige Schnitte tiefer, nachdem das Radiale nicht mehr auf dem Schnitt getroffen wird, seitlich vom Radiale und ohne erkennbare Beziehung zu ihm. Es tritt auf als eine schmale Knorpelspange (s. Fig. 7, Taf. XXXIII), die seitlich vom Carpus in die Tiefe zieht und sich kurz vor ihrem Ende im radialen Tastballen zu einer Knorpelplatte verbreitert, ähnlich wie EMERY<sup>1)</sup> dies vom Kaninchen beschreibt. Da der Praepollex wegen seiner Lage am Carpus nie parallel zu seiner Längen- oder Breitenachse geschnitten werden konnte, hat es keinen Wert, Maße anzugeben.

In gleicher Weise war der Praepollex bei den Embryonen II und I ausgebildet, nur trat er bei Embryo II schon neben dem Radiale auf (Fig. 8, Taf. XXXIII), und bei Embryo I fehlte die Verbreiterung am unteren Ende.

### Der Tarsus.

Der Bau des Tarsus zeigt bei den verschiedenen Embryonen noch mehr Gleichmäßigkeit, als wir sie beim Carpus schon fanden. Daher werde ich, um Wiederholungen zu vermeiden, nur ein Stadium ausführlich beschreiben und von den anderen nur die Abweichungen angeben. Ich wähle dazu den Tarsus von Embryo IV, weil dieser das jüngste Stadium darstellt, bei welchem alle Elemente und ihre Artikulationsverhältnisse mit wünschenswertester Deutlichkeit ausgebildet sind. Doch möchte ich noch einiges Allgemeine vorausschicken. K. v. BARDELEBEN fand beim Menschen und bei niederen Säugetieren eine Teilung des Astragalus oder die Andeutung einer solchen an demselben, jenes kleine Knöchelchen, welches er das „Intermedium tarsi“<sup>2)</sup> nannte. G. BAUR<sup>3)</sup> suchte nach demselben bei den Ungulaten (im weitesten Sinne), kam aber

1) EMERY, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Anat. Anz., Bd. V, 1890, p. 289.

2) K. v. BARDELEBEN, Das Intermedium tarsi beim Menschen etc. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. XVII, 1884, Sitzungsberichte, p. 37—39, 75—77, 91—93.

3) G. BAUR, Bemerkungen über den Astragalus und des Intermed. tarsi der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. XI, p. 478.

zu dem Resultat: „Bei den Perissodaktylen, Hyracoidea, Proboscidea ist ebensowenig eine Andeutung einer Teilung des Astragalus vorhanden, als bei den Amblypoda und Condylarthra und den ältesten pentadaktylen Ungulaten.“ Ich kann nun BAUR's Darstellung, soweit sie die Hyracoidea angeht, bestätigen und sie dahin erweitern, daß keiner der Embryonen von *Hyrax syriacus* auch nur die geringste Spur einer Teilung des Astragalus aufwies.

Ferner konnte ich keine Andeutung von dem Vorhandensein eines Foramen astragali finden, welches nach OSBORN<sup>1)</sup> ein Charakteristikum der Ungulaten und primitiven Säugetiere sein soll.

Ich wende mich nun zur Beschreibung des Tarsus von

#### Embryo IV (Fig. 9, Taf. XXXIII).

Wie beim erwachsenen Tier, so artikulieren auch bei allen Embryonen Tibia und Fibula nur mit dem Astragalus. Jedoch ist in der Artikulation der Fibula eine Verschiedenheit bei den einzelnen Embryonen zu bemerken. Bei dem Embryo IV berühren sich Astragalus und Fibula nur auf wenigen Schnitten, die Fibula artikuliert hier nur mit dem obersten Teil des Astragalus, der einem schmalen Fortsatz gleicht, welcher sich zwischen Tibia und Fibula einschiebt. Die Tibia hat ihren Malleolus gut ausgebildet, er ist fast ebenso breit wie der Astragalus. Die proximale Gelenkfläche des Astragalus für die Tibia ist noch nicht vertieft, sie zieht in einer Ebene schräg nach oben. Der Calcaneus gleicht seiner Form nach dem des erwachsenen Tieres, nur erscheint er kürzer; sein Längendurchmesser verhält sich zum Breitendurchmesser wie 5 : 2. Distal artikuliert der Calcaneus bei allen Embryonen nur mit dem Cuboid, der Astragalus mit dem Naviculare. Ebenso fand sich bei allen Embryonen konstant in der ersten Tarsalreihe das von BAUR entdeckte sogen. Tibiale. Bei Embryo IV war es noch verhältnismäßig wenig ausgebildet. Hier stellte es ein rundliches Knorpelknötchen dar, das, ganz von Bandmasse umhüllt, auf der inneren Seite des Fußes neben dem Astragalus in der Tiefe des Tarsus lag, hier, ohne Beziehungen zum Naviculare, aber mit dem gleich zu besprechenden Rudiment des Tarsale 1 durch Bandmasse verbunden war. Die Artikulation im Intertarsalgelenk erfolgt auch

1) l. c. p. 533 ff.



hier wie beim erwachsenen Tier in einer Ebene. Das Naviculare zeigt schon dieselbe Gestalt wie im Tarsus des erwachsenen Hyrax, dorsal hat es die Gestalt eines Rechtecks und wird plantar unregelmäßig, ganz in der Tiefe hat es einen Fortsatz, der fast das Metatarsale II berührt (vergl. Fig. 11, Taf. XXXIII). Auch das Cuboid hat fast seine definitive Gestalt erreicht, es erscheint auf den Schnitten durch das Dorsum fast quadratisch, weiter in der Tiefe aber wird es unregelmäßig durch einen Fortsatz, welcher das Naviculare innig berührt (Fig. 11 und 12, Taf. XXXIII). Dieser Fortsatz ist auch beim erwachsenen Tier vorhanden. Das Naviculare trägt distal das Tarsale 3 und das Tarsale 2, welche auch schon ihre definitive Gestalt und Größenverhältnisse haben. Daraus folgt, daß auch das Tarso-Metatarsalgelenk schon in der Weise ausgebildet ist, daß das Tarsale 3 am weitesten distal hervorragt und daher das Metatarsale II bei der Kleinheit des Tarsale 2 eine große, das Metatarsale IV aber nur eine kleine Berührungsfläche am Tarsale 3 erhält. Tarsale 2 und Tarsale 3 blieben bei diesem Embryo noch unverschmolzen. Eine Spur des 5. Fingers, die verschiedene Autoren beim erwachsenen Tier noch gefunden haben, findet sich bei Embryonen immer (Fig. 9 und 11, Taf. XXXIII). Es ist dies ein kleiner Knorpel, welcher in der Höhe der proximalen Köpfe der Metatarsalien auftritt, in der Tiefe frei erscheint, sich aber dorsal innig an den Gelenkkopf des Metatarsale IV anlegt und augenscheinlich mit ihm verschmilzt.

Eine Spur des 1. Fingers zeigt sich in Gestalt eines ähnlich gelagerten Knorpels auf der tibialen Seite (s. Fig. 10 und 12, Taf. XXXIII). Dieser lehnt sich aber nicht nur an den Gelenkkopf des Metatarsale II an, sondern auch an die tibiale Seite des Tarsale 2 und ist, wie schon erwähnt, durch einen Bandzug aus sehnigem Bindegewebe mit dem „Tibiale“ verbunden. Wie schon erwähnt, erhält sich dies Tarsale oder Metatarsale I stets frei.

Aus dem konstanten Auftreten von Spuren des 1. und 5. Fingers bei Embryonen von Hyrax ergibt sich mit Sicherheit, daß wir auch die reduzierten Extremitäten der Hyracoidea von einer fünfzehigen Urform ableiten müssen.

Noch habe ich von dem Auftreten eines Elementes zu berichten, das der Lage, der histologischen Ausbildung und ungefähr auch der Form nach jenem Gebilde entspricht, das wir am Carpus als Praepollex kennen lernten, und das man also wohl als Praehallux wird bezeichnen müssen. Bei Embryo IV zeigte sich dies Element in den ersten Anfängen als Anhäufung von Kernen, an



der tibialen Seite in der Tiefe des Tarsus, ungefähr an der Stelle, an welcher auf den höheren Schichten das Tibiale auftritt.

### Embryo V.

In Bezug auf die histologische Ausbildung war bei diesem Embryo der Tarsus gegen den Carpus zurückgeblieben. Aus diesem Grunde waren noch nicht alle Elemente mit solcher Deutlichkeit ausgebildet, daß ich von diesem Tarsus ausgehen konnte. Was hier besonders auffällt, ist die Ausbildung des Malleolus der Tibia. Dieser reicht bis in die Tiefe des Tarsus, tiefer als der Astragalus und erscheint auf dem Schnitt nicht rundlich, sondern länglich, und zwar seine Längsachse ebenso angeordnet wie die des Calcaneus und Astragalus (s. Fig. 10, Taf. XXXIII). Diese Längsachse divergiert mit der Längsachse der Tibia, wie sie auf den höher geführten Schnitten erscheint, im Winkel von ungefähr 110°. Dabei hat der Malleolus die Breite des Astragalus oder Calcaneus. Diese erscheinen bei diesem Embryo noch in einfacherer Form, der Längendurchmesser des Calcaneus verhält sich zum Breitendurchmesser wie 7 : 3. Der Astragalus bietet wieder allein der Tibia, nie der Fibula Insertion. Astragalus und Calcaneus enden distal in derselben Ebene. Vom Tibiale findet sich nur eine Andeutung seitlich vom Astragalus und Naviculare. Letzteres ist noch nicht so in die Länge gestreckt, in der Tiefe aber berührt es auch fast das Metatarsale II. Der volare Fortsatz des Cuboids ist noch nicht ausgebildet, dagegen findet sich schon die Verschiebung der Gelenkebene im Tarso-Metatarsalgelenk. Die Spuren des 1. und 5. Fingers findet man an den typischen Stellen durch zwei Knorpelanlagen angedeutet.

Von dem Praehallux findet sich noch keine Spur.

### Embryo III.

Besonders gut fand sich bei diesem Embryo der Praehallux ausgebildet (Fig. 11, Taf. XXXIII). Histologisch befindet sich letzterer auf demselben Stadium, wie das Rudiment des 1. Fingers. Aber auch er ist wohl in Rückbildung begriffen. Er reicht nicht weiter in die Tiefe als das Cuboid und stellt keine Spange dar, sondern hat mehr die Form einer Münze. Er ist seitlich neben Naviculare und Astragalus gelagert, hat aber keine Beziehungen zu diesen, sondern liegt mehr am inneren Rande des Fußes (s.

Fig. 11, Taf. XXXIII). Sehr wenig gut ist dagegen hier das Tibiale ausgebildet. Es wird eigentlich nur durch eine feste Bindegewebsmasse angedeutet, die, in Form und Größe mit dem Tibiale übereinstimmend, dessen typische Lage einnimmt und die charakteristischen Beziehungen zum Rudiment des 1. Fingers hat. Auch letzteres ist gut ausgebildet. Es liegt wieder als länglicher Knorpel an der tibialen Seite des Tarsale 2 und des Metatarsale II (Fig. 12, Taf. XXXIII), so daß es unklar bleibt, ob es eigentlich ein Tarsale oder ein Metatarsale ist. Ich halte es für das  $t_1$ , da erfahrungsgemäß bei Reduktion eines Strahles die Tarsalia zuletzt schwinden, und auch bei Nager-Embryonen, deren Tarsus sehr ähnlich dem des Hyrax gebaut ist, wie bei Phenacodus, das Tarsale 1 distal bis neben den Gelenkkopf des Metatarsale II reicht. Bei den Hyrax-Embryonen fand ich das Tarsale 1 in genau derselben Lage, wie sie BRANDT vom erwachsenen Tier beschrieben hat, der dies Element übrigens auch als 1. Tarsale auffaßt.

Auch das Rudiment des 5. Fingers ist gut ausgebildet und erhält sich hier ganz frei (Fig. 11, Taf. XXXIII), zeigt also keine Andeutung einer Verschmelzung mit dem Metatarsale IV, etwas, was man bei dem jüngeren Stadium bemerken konnte. So mag es sich wohl auch manchmal bei dem erwachsenen Tier verhalten, und daraus erklären sich dann die Angaben der Autoren, eine Spur des 5. Fingers am Tarsus des erwachsenen Tieres gefunden zu haben.

Der Fortschritt zur Erreichung der definitiven Ausbildung zeigt sich bei dem Tarsus dieses Embryo gegen den des Embryo IV nur darin, daß die Artikulation der Fibula mit dem Astragalus eine ausgiebigere ist, und daß sich wieder das Verhältnis von Länge zur Breite des Calcaneus zu Gunsten des Längendurchmessers verschiebt. Auch die von POUCHET und BEAUREGARD am erwachsenen Tier gefundene Verschmelzung des  $t_2$  mit dem  $t_3$  findet sich schon bei dem Embryo III, allerdings verschmelzen die beiden Tarsalia nur an ihrem dorsalsten Teile.

### Embryo II und I.

Bei Embryo II findet sich die überraschende Thatsache, daß keine Spur eines Prachallux zu finden ist, derselbe also schon rückgebildet wurde oder wohl gar nicht angelegt worden ist. Dafür aber ist das Tibiale sehr gut ausgebildet (Fig. 12, Taf.

XXXIII). Bei Embryo III fanden wir das umgekehrte Verhalten, das Tibiale schlecht, den Prachallux gut entwickelt. Der Gedanke, daß das Auftreten des einen das des anderen ungünstig beeinflusse, findet eine Bestätigung durch das Verhalten bei Embryo I, bei welchem wiederum der Prachallux gut, das Tibiale mangelhaft ausgebildet ist. Bei Embryo II befindet sich das Tibiale histologisch auf demselben Stadium, wie die anderen Elemente des Tarsus, z. B. der Astragalus. Doch ist es auch hier von sehnigem Bindegewebe umgeben, das sich distal in jenes Band fortsetzt, welches das Tibiale mit dem Tarsale 1 verbindet. Letzteres ist in typischer Weise ausgebildet, ebenso das Rudiment des 5. Fingers, das hier wieder mit dem  $Mt_{IV}$  verschmilzt.

Das Tibiale hat BAUR<sup>1)</sup> außer bei Hyrax auch bei Nagern gefunden, auch ich sah es im Tarsus einer neugeborenen Ratte. Bei diesen liegt es sowohl am Naviculare als am Astragalus und reicht so weit hinunter, daß es mit dem gleichfalls verlängerten  $t_1$  mit scharfen Kanten artikuliert. Bei Nagern verschmilzt es auch gewöhnlich mit dem Naviculare. Bei Hyrax ist es nun stark in der Rückbildung begriffen, jedoch scheint mir das sich stets findende bindegewebige Band die einstige Berührung mit dem Tarsale 1 anzudeuten. Sein weiteres Schicksal bei Hyrax scheint ein dreifaches zu sein. Entweder es erhält sich frei und findet sich dann seitlich am distalen Ende des Astragalus am inneren Rande, oder es verschmilzt an dieser Stelle mit dem Astragalus, oder es verschwindet gänzlich, und sein Vorhandensein wird nur durch eine Anhäufung von sehnigem Bindegewebe angedeutet. So konnte man es bei Embryo I gewahren, bei welchem sich nur noch in der Mitte des Knötchens, welches das Tibiale darstellte, deutliches Knorpelgewebe vorfand.

Der Prachallux, der, wie schon erwähnt, bei Embryo I sehr gut ausgebildet ist, reicht plantar nicht viel tiefer als das Naviculare, seine Form ist ungefähr die einer ovalen Medaille. Eine besondere Funktion scheint er nicht mehr zu besitzen. Der Malleolus der Tibia reicht nicht mehr so weit in die Tiefe des Carpus, wie dies bei den jüngeren Embryonen der Fall war, auch übertrifft der Querdurchmesser des Astragalus den des Malleolus um ein Bedeutendes (Fig. 12, Taf. XXXIII). Der Astragalus hat sich in seinem oberen Teil, mit welchem er an der Tibia und Fibula gelenkt, verbreitert und somit die große proximale Gelenk-

1) BAUR, Morph. Jahrb., Bd. X, p. 459 ff.

fläche für die Tibia ausgebildet, welche sich bei Embryo I schon in der Mitte zu vertiefen beginnt. Die Fibula, welche bei Embryo IV nur wenig den proximalsten Teil des Astragalus am Rande berührte, hat sich nun am Astragalus volarwärts gestreckt, reicht aber noch nicht so weit hinab, wie der Malleolus der Tibia, welches Verhalten sie am erwachsenen Tier zeigt. Die starke Vertiefung der Gelenkfacette des Astragalus für die Fibula konnte ich an den Embryonen noch nicht wahrnehmen.

Die schon bei Embryo III beobachtete Verschmelzung der Tarsalia 2 und 3 findet sich auch bei den Embryonen II und I und auch hier nur auf den Schnitten, welche die beiden Tarsalia am meisten dorsal treffen. Es ist ohne weiteres klar, daß bei der mannigfachen Funktion der auffallend langen und schmalen Hinterextremität des Hyrax eine größere Festigkeit im Tarsus, welche aber die Beweglichkeit nicht hindert, nur von Vorteil sein kann.

### Vergleich des Carpus und Tarsus von Hyrax mit denen anderer Tiere.

Wie schon oben erwähnt wurde, gleicht der Carpus des Hyrax am meisten dem des Elefanten, der Tarsus aber auffallenderweise dem des Rhinoceros und dem der subungulaten Nager, z. B. *Cavia*, ähnelt aber keineswegs dem Tarsus von *Elephas*.

Die Ähnlichkeit zwischen dem Carpus von *Elephas*, besonders *E. indicus* und dem des Hyrax ist eine größere, als es auf den ersten Blick erscheint. Beide zeigen den serialen Bau, die Abnahme der Größe der einzelnen Elemente von der ulnaren nach der radialen Seite, das Auftreten eines Praepollex, das Herabreichen des Carpale 1 bis in das Gebiet des Metacarpus und eine annähernd gleiche carpo-metacarpale Artikulation; besonders fällt auch auf, daß das  $Mc_1$  an der ulnaren Seite des Hamatum und kaum am distalen Ende desselben inseriert. Auch das Centrale ist bekanntlich bei *Elephas* vorhanden, nur trennt es hier Radiale und  $c_2$  vollständig und gewährt dem  $c_1$  Insertion. Als Unterschiede finden wir: ein Ueberwiegen der Ulna gegen den Radius am distalen Ende des Unterarms, die Artikulation des Pisiforme an der Ulna, die Ausbildung von kleinen distalen Gelenkfacetten am Intermedium für das Hamatum einerseits, das  $c_2$  andererseits und die Artikulation des  $Mc_1$  am Ulnare (cf. FLOWER's Fig. 98 in seiner Einl. in die Osteologie der Säugetiere). Alle



diese Merkmale konnten wir nun bei Embryonen von *Hyrax* finden, mit Ausnahme der Gelenkfacette des Intermedium für das  $c_2$  und der vollständigen Trennung des Radiale vom  $c_2$  durch das Centrale. Jedoch zeigte sich die Tendenz dazu in der Reihe der *Hyrax*-Embryonen, wie oben gezeigt wurde (s. Fig. 1, Taf. XXXIII).

Wie soll man sich nun diese fast vollkommene Uebereinstimmung deuten? An eine direkte Verwandtschaft ist, wie auch schon COPE (s. o.) bemerkt, wohl nicht zu denken, ebenso kann diese Ähnlichkeit zwischen dem plumpen, nur scheinbar plantigraden (*digiti-plantigraden*) *Elephas* und dem behenden, vollständigen Sohlengänger, dem *Hyrax*, nicht durch gleiche Funktion erklärt werden. Es bleibt wohl nur die Annahme übrig, daß in diesen zwei, nachweislich primitiven Tieren der ursprüngliche Typus des Säugetiercarpus mit nur wenig Abänderungen erhalten geblieben ist. Dieser Annahme scheint die Verschiedenheit des Tarsus dieser beiden Tiere zu widersprechen, denn man kann wohl mit Recht fragen, warum sich nicht auch der Tarsus so konservativ verhalten hat. Dagegen läßt sich anführen, daß häufig das Fußskelet dem Handskelet bei fortschreitenden Veränderungen um einige Schritte vorseilt (siehe die Reduktion der Strahlen), und ferner, daß die Abänderungen, welche der Elefantentarsus aufweist, beim Hyraxtarsus noch weit fortgeschrittenere sind. Nur war es die Tendenz des Elefantenfußes, sich in die Breite, die des Fußes von *Hyrax*, sich in die Länge auszudehnen; daher schon kurze Zeit nach der Entfernung von dem gemeinsamen Ausgangspunkt diese Verschiedenheit. So endete *Elephas* bei dem uralten Typus des Amblypodenfußes, und *Hyrax* behielt die seriale Anordnung im Fuß, das Tibiale und gleicht im Fußbau den Tieren, bei welchen die gleiche Tendenz obwaltete, den subungulaten Nagern, welche nach SCHLOSSER auch noch ursprüngliche Verhältnisse im Tarsus bewahrt haben.

Auch ist eine gewisse Ähnlichkeit im Bau des Tarsus mit dem von *Hyrax* bei den Rhinocerotiden und *Phenacodus* nicht zu verkennen, wie dies auch schon von den meisten Forschern, welche über diesen Gegenstand gearbeitet haben, ausgesprochen worden ist. Jedoch ist der Tarsus der plumpen Rhinocerotiden naturgemäß viel gedrungener, und es fehlen ihm, abgesehen von der ganz eigenartigen Gestaltung des Astragalus bei *Hyrax* und der abweichenden Artikulation, zwei morphologische Merkmale, das Tibiale und der *Præhallux*. Dem schlankeren Tarsus von *Phenacodus*,

obwohl seiner Form und der Artikulation nach dem Tarsus von Hyrax noch ähnlicher, fehlen diese beiden Elemente auch, und außerdem finden wir bei Phenacodus noch alle 5 Finger gut ausgebildet. Wohl aber finden wir sowohl das Tibiale, wie auch einen Prachallux bei den Nagern, und der Tarsus von Cavia z. B. gleicht dem des Hyrax in überraschender Weise. Die Ausbildung der einzelnen Elemente ist mit Ausnahme des Astragalus fast die gleiche, die Artikulation stimmt vollständig überein, und auch jener plantare Fortsatz des Naviculare zum *Mt<sub>II</sub>*, den wir bei den Embryonen von Hyrax fanden, zeigt sich bei Cavia oder auch Hydrochoerus ausgebildet.

Zieht man aber beide Extremitäten in Betracht, so findet man unter den lebenden Tieren keinen Vertreter, dessen Carpus sowohl wie Tarsus gleich oder ähnlich denen des Hyrax gebaut ist. Wohl aber zeigt sich diese Aehnlichkeit bei Phenacodus. Allerdings ist es nur eine Aehnlichkeit, die an die zwischen Elephas bezw. den Nagern nicht heranreicht. Weiter oben wurden bereits die Unterschiede zwischen dem Tarsus des Hyrax und dem des Phenacodus gezeigt, und in Bezug auf den Carpus hat schon SCHLOSSER das Fehlen des Centrale und jeder Andeutung vom Vorhandensein eines solchen bei Phenacodus hervorgehoben.

### Verwertung der Befunde für Systematik und Phylogenie der Hyracoidea.

Wissend, daß man aus den Befunden an nur einem Organ, und habe es auch einen so verhältnismäßig großen vergleichend-anatomischen Wert, wie Carpus und Tarsus, keine systematischen Schlüsse ziehen darf, fühle ich mich doch gezwungen, auf Grund meiner Untersuchungen zu der immer noch strittigen Frage der systematischen Einordnung der Hyracoidea Stellung zu nehmen. Denn einestheils hat man ja in letzter Zeit nur auf den Bau des Carpus und Tarsus hin diese Familie zu den Ungulaten gestellt (COPE), anderenteils wird ein späterer Monograph der Hyracoidea bei der Einordnung ins System neben anderen morphologisch wichtigen Organen auch die Extremitäten und deren Entwicklung stark in Betracht ziehen müssen. Außerdem giebt mir der Umstand eine Berechtigung, meine Ansicht über die systematische Stellung der Hyracoidea hier vorzutragen, daß meine aus der Entwicklungsgeschichte des Carpus und Tarsus er-

schlossene Ansicht erfreulicherweise mit den neueren Ergebnissen der Paläontologie übereinstimmt.

Nachdem die verschiedenen Forscher den Hyrax fast in alle Ordnungen der Säugetiere gestellt hatten, vorwiegend aber zu den Nagern und Huftieren, sprach BRANDT<sup>1)</sup> auf Grund seiner umfassenden und sorgfältigen vergleichenden „Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer“ die Ansicht aus, daß er sie als „Ungulata gliriformes oder gliroidea mit der Familie Hyracoidea als eine Unterordnung der Huftiere betrachte, die man zu Anfang der Ungulaten oder am Ende derselben in die Nähe der Nashörner setzen könnte“. Andere Forscher sahen in den wenigen bekannten Hyraxarten Vertreter der besonderen Ordnung „Lamnungia“. COPE<sup>2)</sup> reihte sie, wegen des, wie er glaubte, mit Phenacodus vollkommen übereinstimmenden Baues des Carpus und Tarsus, den Ungulaten und zwar den Condylarthra an, indem er die Hyracoidea als direkte Nachkommen der Phenacodontidae ansah, die ihre primitive Organisation bis in die Jetztzeit erhalten hätten.

Diese Ableitung wurde bald von SCHLOSSER<sup>3)</sup> angegriffen, indem er zeigte, daß der Carpus des Phenacodus durch das Fehlen des Centrale schon einen modernisierteren Typus der Ungulatenextremität darstelle, und so leitet er die Hyracidae, wie die Phenacodontidae als zwei getrennte Zweige von den Protungulata MARSH's ab. Schon 1885 hatte WERTHEIMER<sup>4)</sup>, durch ähnliche Erwägungen veranlaßt, im Gegensatz zu COPE, die Hyraciden als „la forme ancestrale des Ongulés“ angesprochen. Auch OSBORN<sup>5)</sup> betrachtet die Hyracoidea nicht als Nachkommen der Phenacodontidae, sondern als recente Vertreter der Taxeopoden mit allen Merkmalen der Protungulaten (in seinem Sinne). HAECKEL erkannte zuerst die Aehnlichkeit der Schädel der tertiären Toxodontia mit dem des Hyrax, und auch COPE änderte seine ursprüngliche Ansicht, als er die nordamerikanischen Taniodonten und Tillodonten kennen lernte, die er als Verwandte der Hyracidae ansprach, und wie NOACK<sup>6)</sup> schreibt, „haben die glänzenden Funde von AMEGHINO in

1) l. c. p. 128.

2) l. c. p. 444.

3) l. c. p. 34.

4) l. c. p. 282.

5) l. c. p. 559.

6) NOACK, Neue Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna in Ost-Afrika. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. VII, p. 540.



den Pampas von Südamerika diese Vermutung zur Gewißheit erhoben“.

Kehren wir nun zu meinen Untersuchungen zurück. Wie wir sahen, war der Carpus des Hyrax entschieden dem des Elefanten, der Tarsus dem der subungulaten Nager am ähnlichsten, aber Hand- und Fußwurzel des Phenacodus stimmte mit den beiden bezüglichen Organen des Hyrax in vieler Beziehung überein. Unzweifelhaft muß man den Carpus und Tarsus des Hyrax gegenüber dem Carpus und Tarsus des Phenacodus als den ursprünglichen Typus ansehen. Das Vorhandensein aller 5 Strahlen bei Phenacodus und die Reduktion der Strahlen bei Hyrax hat wohl den gegenteiligen Irrtum veranlaßt. Carpus und Tarsus des Phenacodus und des Hyrax lassen sich aber wohl auf eine gemeinsame Grundform zurückführen, von der aus sich bei Phenacodus die weitere Umwandlung auf Carpus und Tarsus, Verlust des Centrale und des Tibiale, bei Hyrax aber auf die Reduktion der Strahlen erstreckt hat, wie dann bei den Descendenten der Phenacodontidae auch. Diese gemeinsame Grundform werden wir also bei noch primitiveren Formen als den Condylarthren zu suchen haben. Die Toxodontia, die in ihrem Schädel und im Zahnbau so viel Uebereinstimmendes mit den Hyraciden aufweisen, versagen bezüglich des Baues der Extremitäten. Nur die ältesten Formen zeigen nämlich noch den serialen Bau, und das Centrale erscheint (nach BAUR) bereits mit dem Radiale verwachsen (Typotherium).

Denkt man aber daran, daß den Ungulaten, auch den fossilen, sowohl das Centrale, wie auch das 2. Centrale fehlt, daß mit Ausnahme des serialen Baues sich alle für Hyrax und die Ungulaten aufgestellten Vergleichungspunkte auch bei Nagern finden, denkt man ferner an die große Uebereinstimmung im Bau des Tarsus zwischen Hyrax und Nagern, an das Auftreten des nur bei wenigen fossilen Ungulaten gefundenen, bei recenten gänzlich fehlenden Tibiale, so wird man zu dem Schluß gedrängt, daß Hyrax nach seinem Hand- und Fußskelet eine Mittelstellung zwischen den Nagern und fossilen Ungulaten einnimmt. Jene gemeinsame Grundform der Phenacodus- und Hyraxextremität werden wir also wohl bei uralten Typen zu suchen haben, welche die Ungulaten mit den Nagern verknüpfen. Dies aber thun nach COPE, STEINMANN<sup>1)</sup> und LYDEKKER<sup>2)</sup> die Bunotheria, bzw. Tillodontia,

1) STEINMANN, Elemente der Paläontologie, Leipzig 1890, p. 728.

2) LYDEKKER. Die geographische Verbreitung und geographische Entwicklung der Säugetiere, 2. Aufl., Jena 1901, p. 510.



von denen Extremitäten leider noch nicht gefunden worden sind, die man dicht vor die Toxodontia stellt und die nach NOACK (s. o.) von den Paläontologen auch als die Vorfahren der Hyracoidea angesprochen werden. Wenn NOACK<sup>1)</sup> schreibt, „daß wir in den Hyracoidea relativ wenig veränderte Nachkommen einer längst untergegangenen Familie besitzen, aus der sich wahrscheinlich noch sehr weit entfernte Ordnungen, wie Suina, Nasicornia und einzelne Familien der Nager herauskrystallisiert haben“, so kann ich mich dieser Ansicht auf Grund meiner Untersuchungen nur anschließen.

### Zusammenfassung.

1) Die Annahme der Paläontologie, daß der seriale Bau des Säugetiercarpus eine primitive Organisation darstelle, findet durch die Entwicklungsgeschichte ihre Bestätigung.

2) Da sich bei Embryonen auch im Skelet der Hinterextremitäten Spuren des 1. und 5. Fingers nachweisen lassen, müssen wir die Extremitäten des Hyrax von einer Urform ableiten, welche 5 Finger besaß.

3) Die jetzt allgemein angenommene Deutung der Carpalelemente des Hyrax ist die richtige.

4) Eine Teilung des Hamatum oder die Andeutung einer solchen konnte nicht beobachtet werden.

5) Bei Hyrax trat bei einem Embryo ein 2. gut ausgebildetes Centrale zwischen Intermedium und Carpale 3 auf.

Nachdem man im embryonalen Carpus bei Vertretern fast aller Säugetierordnungen ein derartig gelagertes 2. Centrale gefunden hat, wird man der Urform des Säugetiercarpus 2 Centralia zusprechen müssen. Damit nähert sich die Urform des Säugetiercarpus dem embryonalen Carpus der Schildkröten und dem des „Promammals“ oder Reptils Theriodesmus.

6) Von anderen accessorischen Elementen ließ sich nur eines, der centralen Reihe angehöriges, zwischen Radiale, Carpale 1 und Carpale 2 nachweisen.

7) Hyrax hat als einziges Tier mit reduzierten Strahlen einen dem gleichen Gebilde bei Nagern außerordentlich ähnlichen „Praepollex“, der schon auf frühen embryologischen Stadien nachzu-

---

1) NOACK, l. c. p. 541.

weisen war. Bei Embryonen war auch ein „Praehallux“ deutlich zu erkennen.

8) Bei Hyrax findet sich manchmal bei den erwachsenen Tieren, stets bei Embryonen am inneren Rande der ersten Tarsalreihe ein kleines Element, das Tibiale BAUR's, wie es die Nager und einige fossile Taxeopoden (Meniscotherium, Bathmodon, Pantolambda u. a. m.) aufweisen.

9) Carpus und Tarsus von Hyrax sind nicht von denen des Phenacodus abzuleiten, sondern von einer primitiveren Form als dieser. Da der Carpus und Tarsus von Hyrax ebenso viele Beziehungen zu den Nagern, wie zu den fossilen Ungulaten aufweist, wird man diese primitivere Form bei den Tieren suchen müssen, bei welchen sich die Charaktere von Nagern und Ungulaten vereinigen, also am Anfang der Toxodontia oder vor diesen, vielleicht bei den Tillodontia.

## Erklärung der Tafel.

Sämtliche Figuren stellen Längsschnitte durch den Carpus oder Tarsus von *Hyrax syriacus* dar und sind mit dem Winkel'schen Zeichenapparat für schwache Vergrößerungen gezeichnet.

### Allgemein gültige Bezeichnungen:

*R* Radius, *U* Ulna, *rad* Radiale, *uln* Ulnare, *int* Intermedium, *C* Centrale, *c*<sub>1</sub>, *c*<sub>2</sub>, *c*<sub>3</sub> Carpale 1, 2, 3, *c*<sub>4+5</sub> Hamatum, *pis* Pisi-forme, *Mc*<sub>I, II-V</sub> Metacarpale I, II—V, *T* Tibia, *F* Fibula, *calc* Calcaneus, *astr* Astragalus, *nav* Naviculare, *cub* Cuboid, *t*<sub>1</sub>, *t*<sub>2</sub>, *t*<sub>3</sub> Tarsale 1, 2, 3, *Mt*<sub>I, II-V</sub> Metatarsale I, II—V.

### Tafel XXXIII.

Fig. 1. Embr. V. Carpus der linken Hand.  $\frac{30}{1}$ .

Fig. 2. Embr. V. Carpus der linken Hand.  $\frac{30}{1}$ . Tiefer geführter Schnitt als der in Fig. 1 dargestellte. Das Centrale ist nicht mehr getroffen, dafür aber das Carpale 1. *ac* das zwischen Radiale und Carpale 1 liegende accessorische Element, das Centrale 1.

Fig. 3. Embr. IV. Carpus der linken Hand.  $\frac{12}{1}$ .

Fig. 4. Embr. IV. Carpus der rechten Hand.  $\frac{12}{1}$ . Fig. 3 und 4 zeigen das ursprüngliche Verhalten des Carpale 1, in Fig. 4 ist sein Verhältnis zum schon rudimentär erscheinenden 1. Finger dargestellt. *phal*<sub>1</sub> 1. Phalange des Daumens.

Fig. 5. Embr. IV. Carpus der linken Hand.  $\frac{15}{1}$ . Schnitt durch das 2. Centrale. Diese Figur zeigt auch die seitliche Insertion des Metacarpale V am Hamatum und die Beziehungen des Pisi-forme zum Carpus. *2. Ce* das 2. Centrale.

Fig. 6. Embr. III. Carpus der linken Hand.  $\frac{12}{1}$ . Der Schnitt ist oberflächlich geführt, daher ist bei der Wölbung des Carpus das Carpale 1 und das Metacarpale V nicht getroffen. Das Centrale ist noch verhältnismäßig groß. Die Figur zeigt das typische Verhalten des Metacarpale II und III zum Carpale 3 bzw. Carpale 4 + 5.

Fig. 7. Embr. III. Carpus der linken Hand.  $\frac{15}{1}$ . Die Figur entspricht einem Schnitt aus der palmaren Region des Carpus und stellt den Praepollex und seine Lagebeziehungen zum Pisi-forme und dem 1. Finger dar. *Pp* der Praepollex, *phal*<sub>1</sub> 1. Phalange des Daumens.

Fig. 8. Embr. II. Carpus der linken Hand.  $15/1$ . Der Schnitt hat die dorsalste Schicht des Praepollex und die volarste des Radiale getroffen, er zeigt die Lage des Praepollex zum Radiale. *Pp* der Praepollex.

Fig. 9. Embr. IV. Tarsus des linken Fußes.  $12/1$ . Der Schnitt ist dorsal geführt, daher ist das Tibiale und das Tarsale 1 nicht und vom Rudiment des Metacarpale V nur der oberste Teil getroffen. Dieses erscheint daher hier verhältnismäßig klein.

Fig. 10. Embr. V. Tarsus des linken Fußes.  $30/1$ . *Mall* der Malleolus der Tibia.

Fig. 11. Embr. III. Tarsus des linken Fußes.  $12/1$ . Der Schnitt ist durch eine tiefer liegende Schicht des Tarsus geführt, er zeigt die Lagebeziehungen des Praehallux. *Ph* der Praehallux.

Fig. 12. Embr. II. Tarsus des linken Fußes.  $12/1$ . Die Figur zeigt das Tibiale und das Tarsale 1. *tib* das Tibiale, *Mall* der Malleolus der Tibia.



**Jahresbericht**  
der  
**Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
**zu Jena**

für das Jahr 1902 erstattet von

**Wilhelm Biedermann,**  
d. Z. I. Vorsitzender.

---

**I. Sitzungen.**

Im Jahre 1902 fanden 14 Gesamtsitzungen mit 16 Vorträgen und 6 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 20 Vorträgen und Demonstrationen statt.

**A. Gesamtsitzungen.**

**1. Sitzung am 10. Januar.**

Herr KIONKA: Ueber die Giftigkeit schwefligsaurer Salze.

**2. Sitzung am 24. Januar.**

Herr DELBRÜCK: Ueber das Wesen der Lautgesetze.

**3. Sitzung am 7. Februar.**

Herr DOVE: Ueber die klimatologische Forschung in Südafrika als Grundlage wasserbaulicher Anlagen.

**4. Sitzung am 21. Februar.**

Herr ZSYGMONTI: Ueber die kolloidalen Metallösungen und ihre Beziehungen zu anderen kolloidalen Lösungen.

## 5. Sitzung am 2. Mai.

Herr NOLL: Ueber Drüsensekretion.

## 6. Sitzung am 30. Mai.

Herr F. N. SCHULZ: 1) Ueber Pfeilgifte.

2) Ueber Strychninimmunität der Krebse.

## 7. Sitzung am 18. Juni.

Herr W. MÜLLER: Ueber das Wachstum der Hauptschlagader.

## 8. Sitzung am 28. Juni.

Herr STAHL: Ueber einige Beziehungen zwischen Flechten und Tieren.

## 9. Sitzung am 18. Juli.

Herr WINKELMANN: Demonstrationen.

„ MAURER: Demonstrationen.

## 10. Sitzung am 25. Juli.

Herr DINGER: Ueber experimentelle Aesthetik.

## 11. Sitzung am 7. November.

Herr HAECKEL: Ueber die Larvenformen der Tiere und ihre phylogenetische Bedeutung.

## 12. Sitzung am 21. November.

Herr WALTHER: Ueber jüngere Bewegungen der Erdrinde in Thüringen.

## 13. Sitzung am 5. Dezember.

Herr MATTHES: Ueber Autolyse.

## 14. Sitzung am 19. Dezember.

Herr SIEDENTOPF: Ueber die Wahrnehmbarkeit ultramikroskopischer Teilchen.

## B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Professor Dr. E. HERTEL.)

## 1. Sitzung am 16. Januar.

1) Herr MATTHES: Demonstration.

2) „ STINTZING: Demonstration.

3) „ GROBER: Zur Statistik der Pleuritis.

4) „ HERTEL: Pneumokokken-Keratoconjunctivitis nach Märsen.

## 2. Sitzung am 13. Februar.

1) Herr WAGENMANN: Ueber Erkrankungen der Thränenorgane.

2) „ BERGER: Ueber Rindenblindheit.

3) „ BINSWANGER: Zur Symptomatologie der Epilepsie.

## 3. Sitzung am 27. Februar.

- 1) Herr MATTHES: Demonstration.
- 2) „ STIER: Zur pathologischen Anatomie der HUNTINGTON-schen Chorea.
- 3) „ SKUTSCH: Operatives.
- 4) „ MATTHES: Ueber Hämolyse.

## 4. Sitzung am 19. Juni.

- 1) Herr SKUTSCH: 1) Ueber Myomoperationen.  
2) Ueber Extrauterin gravidität.
- 2) „ STINTZING: Demonstration.
- 3) „ BINSWANGER: Demonstration.

## 5. Sitzung am 27. November.

- 1) Herr BINSWANGER: Demonstration.
- 2) „ GROHE: Ueber Nierentumoren.
- 3) „ WAGENMANN: Ueber Lokalanästhesie mit Aethylchlorid.

## 6. Sitzung am 11. Dezember.

- 1) Herr STROHMAYER: Alexie und Apraxie.
- 2) „ SCHULTES: Ueber Kriegssanitätswesen.

**II. Bibliothekarischer Bericht,**

erstattet vom Bibliothekar K. K. MÜLLER.

Zu den Gesellschaften, Redaktionen u. s. w., mit denen die Gesellschaft im Jahre 1901 Tauschverkehr unterhielt, kamen im Jahre 1902 keine neuen hinzu.

Der Tauschverkehr umfaßte also 96 Gesellschaften und Redaktionen bis zum Abschlusse des 36. Bandes unserer Zeitschrift.

Da mit dem 37. Bande eine bedeutende Erweiterung der Zeitschrift Platz griff, mußte der Tauschverkehr neugeordnet werden, und es kommen von Bd. 37 an 10 Tauschexemplare in Wegfall, so daß zunächst nur 86 Exemplare der Zeitschrift und 21 der Denkschriften zum Versand kommen.

Außer den im Tausche erhaltenen Werken lief eine Anzahl von periodischen Veröffentlichungen und einzelnen Schriften teils als Geschenk, teils mit der Bitte um Tausch ein, ohne daß auf letztere eingegangen werden konnte.

Die Gesellschaft spricht für alle Schenkungen ihren Dank aus. Die Eingänge wurden, den Satzungen entsprechend, der Universitätsbibliothek überwiesen.

Es stellte sich demnach im Jahre 1901 die Liste der Gesellschaften und Redaktionen, deren Veröffentlichungen die Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft teils im Tauschverkehr, teils als Geschenk erhielt, folgendermaßen:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Deutsches Reich.		
1) Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2) "	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte.
3) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4) "	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5) Breslau	Schlesische Gesellschaft f. vater- ländische Kultur	Jahresberichte.
6) Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
7) Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8) "	" " "	Berichte.
9) Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10) Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.	
11) "	" " Abt. für Ontogenie etc.	
12) Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
13) "	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
14) "	Thüringisch-Sächsischer Natur- wissenschaftlicher Verein	Zeitschrift.
15) "	" " "	Bericht.
16) Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
17) "	" " "	Verhandlungen.
18) Heidelberg	Morphologisches Jahrbuch.	
19) Helgoland	Biologische Anstalt	} Veröffentlichun- gen.
20) Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	
21) Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
22) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
23) "	" " "	Sitzungsberichte.
24) "	" " "	Festreden.
25) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
26) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
27) "	" " "	Verhandlungen.
Oesterreich - Ungarn.		
28) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
29) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
30) "	" " "	Katalog Litera- tury Naukowej Polskiej.
31) Prag	K. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
32) "	" " "	Jahresberichte.
33) "	" " "	Bericht üb. d. Sä- kularf. d. Tycho BRAHE.



Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
34) Prag	K. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften	STUDNIČKA, Ber. über d. astrolog. Studien d. TYCHO BRAHE.
35) "	" "	MATIEGKA, Ber. über die Unter- such. d. Gebeine T. BRAHE'S.
36) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
37) "	" "	Sitzungsberichte.
38) "	" "	Anzeiger.
39) "	" "	Mitteilungen der Erdbeben-Kom- mission.
40) "	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
41) "	" "	Verhandlungen.
42) "	" "	Abhandlungen.
43) "	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.

## Schweiz.

44) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
45) "	" "	Verhandlungen.
46) "	" "	Compte Rendu.
47) "	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
48) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
49) "	" "	Mémoires.
50) "	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.

## Italien.

51) Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
52) "	" "	Rendiconti.
53) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
54) "	" "	Bullettino.
55) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
56) "	" "	Memorie.
57) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
58) "	" "	Rendiconti.
59) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
60) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
61) "	" "	2) Processi verbali.
62) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
63) Turin	Archivio per le Scienze Mediche.	

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
64) Turin	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
65) "	" "	Atti.
66) "	" "	Osservazioni me- teorologiche.

## Frankreich.

67) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
68) "	" "	Mémoires.
69) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
70) "	Faculté des Sciences	Annales.
71) "	Annales de l'Institut Colonial.	
72) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
73) "	" "	Bulletins.
74) "	" " L'Année Biologique.	
75) "	Société de Biologie	Comptes Rendus.
76) "	Société zoologique de France	Mémoires.
77) "	" " "	Bulletin.
78) "	Archives de Zoologie expérimentale.	

## Belgien.

79) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
80) "	" "	Mémoires.
81) "	" "	Mém. couronnés (80).
82) ..	.. ..	Mém. cour. (40).
83) "	" "	Annuaire.
84) "	Société entomologique	Annales.
85) Löwen	La Cellule.	
86) Lüttich	Archives de Biologie.	

## Holland.

87) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschappen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
88) "	" "	Verslagen.
89) "	" "	Jaarboek.
90) 's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
91) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
92) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Ver- eeniging	Tijdschrift.
93) "	" "	Aanwinsten v. de Bibliotheek.
94) ..	Botanisches Centralblatt.	

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Großbritannien.		
95) Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
96) "	" "	Proceedings.
97) Dublin	R. Dublin Society	Economic Pro- ceedings.
98) "	" "	Scientific Pro- ceedings.
99) "	" "	Scientific Trans- actions.
100) Edinburgh	Royal Society	Transactions.
101) "	" "	Proceedings.
102) "	R. Physical Society	Proceedings.
103) London	Linnean Society	Transactions.
104) "	" "	Journal.
105) "	" "	Proceedings.
106) "	R. Microscopical Society	Journal.
107) "	Royal Society	Philosoph. Trans- actions.
108) "	" "	Proceedings.
109) "	" "	Year Book.
110) "	" "	Reports to the Ma- laria Committee.
111) "	" "	Reports to the Evolution Com- mittee.
112) "	Zoölogical Society	Transactions.
113) "	" "	Proceedings.
114) "	" "	List of Fellows.
115) "	Annals and Magazine of Natural History.	
116) Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	
Dänemark.		
117) Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
118) "	" " "	Oversigt.
Norwegen.		
119) Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
120) "	" " "	Norsk Magazin.
Schweden.		
121) Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
122) "	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
123) "	" " "	Förhandlingar.
124) "	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
125) "	" " "	Bihang.
126) "	" " "	Öfversigt.





Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
147) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
148) "	" "	Catalogue of Can- nad. plants.
II. Vereinigte Staaten.		
149) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
150) "	" " " " Bio- logical Laboratory	Memoirs.
151) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
152) "	" " " "	Proceedings.
153) "	" " " "	Occasional Pa- pers.
154) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
155) "	" " " "	Annual Report.
156) "	" " " "	Bulletins.
157) "	The American Naturalist.	
158) Chicago	Academy of Sciences	Bulletin.
159) "	" " "	Bulletin of the Geol. and. Nat. Hist. Survey.
160) Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
161) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
162) "	Academy of Science	Transactions.
163) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
164) "	The American Journal of Science.	
165) Philadelphia	Journal of Comparative Medicine.	
166) "	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
167) Tufts College (Mass.)		Studies.
168) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
169) "	" " "	Special Bulletins.
170) "	" " "	Proceedings.
171) "	Smithsonian Institution	Report.
172) "	U. S. Geological Survey	Bulletins.
173) "	" " "	Annual Reports.
174) "	" " "	Monographs.
175) "	" " "	Mineral Res- sources.
176) "	" " "	SCHRADER a. STE- PHEN, Geol. a. Miner. Ressources of the Cop- per River Di- strict.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
177) Washington	U. S. Geological Survey	BROOKS, RICHARD- SON, COLLIER, MENDENHALL, Reconnaissances in the Cape Nome a. Norton Bay Regions.

## Südamerika.

## I. Chile.

178) Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.
---------------	-------------------------------	--------

## II. Argentinien.

179) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
--------------	-------------------------------	----------

## III. Brasilien.

180) S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
181) Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.

## Australien.

182) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
183) "	" " " "	Transactions.
184) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Pro- ceedings.
185) "	" " " " " "	Abstracts of Pro- ceedings.
186) "	Linnean Soc. " " " "	Proceedings.
187) "	Australasian Association	Report.

## Japan.

188) Tokio	College of Science, Imperial Uni- versity	Journal.
189) "	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im  
Jahre 1902:

Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXVI oder N. F. Bd. XXIX  
Heft 3/4 und Bd. XXXVII oder N. F. Bd. XXX Heft 1 u. 2.

**III. Kassenbericht**

erstattet vom zweiten Vorsitzenden J. WALTHER.

Der Kassenbericht wurde von Herrn THOMAE geprüft und richtig befunden. Die Einnahmen betragen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	M.	630
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	„	64
Jährlicher Beitrag	} der G. H. Regierungen	„ 1800
Einmaliger Beitrag		„ 4000
		<hr/> M. 6494

Die Ausgaben betragen:

Verwaltungskosten	M.	159
Druckkosten für die Denkschriften und die Jenaische Zeitschrift	„	5792
		<hr/> M. 5951

Barvorrat	107 M.	64 Pfg.
Sparkassebuch	1091 „	83 „
An Zinsen pro 1900	80 „	— „
		<hr/> 1279 M. 47 Pfg.

**IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.**

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1902:

WILHELM BIEDERMANN, I. Vorsitzender,  
JOHANNES WALTHER, II. Vorsitzender und Kassenwart,  
FRIEDRICH MAURER, Herausgeber der Zeitschrift,  
KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

Die Wahl eines I. Vorsitzenden für das Jahr 1903 in der Schlußsitzung am 19. Dezember fiel auf

Herrn AUERBACH.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes wurden durch Zuruf wiedergewählt. Der Vorstand des Geschäftsjahres 1903 hat demnach folgende Zusammensetzung:

FELIX AUERBACH, I. Vorsitzender,  
JOHANNES WALTHER, II. Vorsitzender und Kassenwart,  
FRIEDRICH MAURER, Herausgeber der Zeitschrift,  
KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.

Tauschkommission: der Vorstand und die Herren GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

Im Jahre 1902 verlor die Gesellschaft durch den Tod ihr Mitglied Herrn Landesgerichtsrat. A. MAASER.

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Prof. RAU,	Dr. EGGELING,
Dr. GROSS,	Dr. LUBOSCH,
Dr. SOMMER,	Prof. Dr. ANTON,
Dr. STROHMAYER,	Dr. LOMMEL,
Dr. MARBURG,	Prof. Dr. VON GERICHTEN.

Herr Verlagsbuchhändler Dr. med. et phil. GUSTAV FISCHER wurde in der Sitzung am 19. Dezember zum Ehrenmitglied ernannt.

Die Gesamtzahl der Ehrenmitglieder und ordentlichen Mitglieder beträgt am Jahresschluß 109.

### Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED († 1895)	1892

### I. Ehrenmitglieder.

1) CARL GEGENBAUR, Heidelberg	1873
2) OTTOMAR DOMRICH, Meiningen	1892
3) ERNST HAECKEL, Jena	1894
4) BERNHARD SIGISMUND SCHULTZE, Jena	1897
5) GUSTAV FISCHER, Jena	1902

### II. Ordentliche Mitglieder.

	Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. ERNST ABBE	Jena 1863
2) Prof. Dr. HERMANN AMBRONN	" 1899
3) Prof. Dr. GÜNTHER ANTON	" 1902
4) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	" 1889
5) Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN, Hofrat	" 1873
6) Dr. HANS BERGER, Privatdozent	" 1898
7) Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN, Geh. Hofrat	" 1888
8) Dr. med. G. BINDER, prakt. Arzt	" 1900
9) Prof. Dr. OTTO BINSWANGER, Geh. Med.-Rat	" 1882
10) Dr. med. FRITZ BOCKELMANN, Sanitätsrat	Rudolstadt 1875
11) VICTOR BÖRNGEN, Oberlandesgerichtsrat	Jena 1900
12) K. BRAUCKMANN, Institutsdirektor	Wenigenjena 1900
13) WILHELM BUTZ, Realschuldirektor a. D.	Jena 1892
14) Dr. SIEGFRIED CZAPSKI, Fabrikleiter	" 1885
15) Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	" 1885
16) Prof. Dr. WILHELM DETMER	" 1875
17) Prof. Dr. CARL DOVE	" 1899



	Jahr der Aufnahme	
18) Prof. Dr. PAUL DUDEN	Jena	1894
19) Prof. Dr. WILHELM EDLER	"	1901
20) Dr. HEINRICH EGGELING, Geh. Staatsrat, Universitäts-Kurator	"	1887
21) Dr. HEINRICH EGGELING, Prosector	"	1885
22) Dr. med. GUSTAV EICHORN, prakt. Arzt	"	1891
23) Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT, Med.-Rat	"	1888
24) Prof. Dr. Paul FRAISSE	"	1899
25) HEINRICH FRIESE, Privatgelehrter	"	1900
26) Prof. Dr. GOTTLÖB FREGE	"	1874
27) Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	"	1875
28) Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Geh. Hofrat	"	1886
29) Dr. ERNST GIESE, Privatdozent	"	1893
30) Prof. Dr. GEORG GÖTZ, Geh. Hofrat	"	1889
31) Dr. KARL GRAF, prakt. Arzt	"	1898
32) Dr. JULIUS GROBER, Privatdozent	"	1899
33) Dr. BERTHOLD GROHÉ, Privatdozent	"	1899
34) Dr. HEINRICH GROSS, Privatdozent	"	1902
35) Prof. Dr. FERDINAND GUMPRECHT, Med.-Rat	Weimar	1892
36) Prof. Dr. AUGUST GUTZMER	Jena	1899
37) Prof. Dr. ERNST HERTEL	"	1898
38) Dr. HERSCHKOWITSCH	"	1901
39) Prof. Dr. HEINRICH IMMENDORFF	"	1901
40) Prof. Dr. JOHANNES KESSEL	"	1886
41) Prof. Dr. HEINRICH KIONKA	"	1901
42) Prof. Dr. OTTO KNOPF	"	1889
43) Prof. Dr. LUDWIG KNORR, Geh. Hofrat	"	1889
44) RUDOLF KOCH, Bankier	"	1893
45) WILHELM KOCH, Bankier	"	1893
46) Dr. phil. KÖHLER	"	1900
47) Dr. KARL KOLESCH, Gymnasiallehrer	"	1891
48) Dr. OTTO LEMMERMANN, Privatdozent	"	1900
49) Prof. Dr. ALBERT LEITZMANN	"	1901
50) Prof. Dr. GOTTLÖB LINCK	"	1894
51) Dr. FELIX LOMMEL, Privatdozent	"	1902
52) Dr. WILHELM LUBOSCH, Privatdozent	"	1902
53) Dr. med. MARBURG	"	1902
54) C. MATTHES, Stadtrat, Rentier	"	1896
55) Prof. Dr. HERMANN MATTHES	"	1900
56) Prof. Dr. MAX MATTHES	"	1891
57) Prof. Dr. FRIEDRICH MAURER	"	1901
58) Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geh. Hofrat	"	1865
59) Dr. KARL KONRAD MÜLLER, Direktor der Univ.-Bibliothek	"	1891
60) Dr. ALFRED NOLL, Privatdozent	"	1901
61) Dr. MAX PAULY, Fabrikdirektor a. D.	"	1897
62) ERNST PFEIFFER, Institutsdirektor	"	1887

	Jahr der Aufnahme
63) ERNST PILTZ, Institutslehrer	Jena 1893
64) GOTTH. PRÜSSING, Fabrikdirektor	" 1890
65) Dr. KARL PULFRICH	" 1891
66) Dr. PAUL RABE, Privatdozent	" 1899
67) Prof. RUDOLF RAU	" 1902
68) Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Geh. Med.-Rat	" 1889
69) Dr. PAUL RIEDEL	" 1893
70) Prof. Dr. EDUARD ROSENTHAL	" 1897
71) Dr. LEO SACHSE, Gymnasiallehrer a. D.	" 1876
72) Prof. Dr. EMIL SCHMIDT	" 1901
73) Dr. OTTO SCHOTT, Fabrikleiter	" 1882
74) Dr. med. MORITZ SCHULTESS, Stabsarzt	" 1896
75) PAUL SCHULTZE, Oberinspektor	" 1879
76) Dr. LEONHARD SCHULTZE, Privatdozent	" 1899
77) Prof. Dr. FRIEDRICH SCHULZ	" 1898
78) Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Med.-Rat	" 1864
79) Dr. med. LUCAS SIEBERT, Med.-Rat	" 1881
80) Dr. SIEDENTOPF	" 1900
81) Prof. Dr. FELIX SKUTSCH	" 1884
82) Dr. med. SOMMER	" 1902
83) Prof. Dr. ERNST STAHL	" 1881
84) Prof. Dr. RODERICH STINTZING, Geh. Med.-Rat	" 1890
85) Dr. HEINRICH STÖY, Privatdozent, Instituts- direktor	" 1877
86) Prof. Dr. RUDOLF STRAUBEL	" 1894
87) Dr. med. STROHMAYER	" 1902
88) Dr. R. TEUSCHER, Privatgelehrter	" 1873
89) Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Geh. Hofrat	" 1879
90) Dr. med. RICHARD THOMÉ	" 1900
91) Prof. Dr. AUGUST THON, Geh. Justizrat	" 1896
92) Dr. phil. H. TÜRCK, Privatgelehrter	" 1900
93) AUGUST VOGT, Landkammerrat	" 1897
94) Prof. Dr. EDUARD VONGERICHTEN	" 1902
95) Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN	" 1892
96) Prof. Dr. JOHANNES WALTHER	" 1886
97) Dr. med. WEINERT, prakt. Arzt	" 1897
98) Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN, Geh. Hofrat	" 1886
99) Dr. WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	" 1887
100) Prof. Dr. ADOLF WITZEL	" 1893
101) Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	" 1892
102) Prof. Dr. HEINRICH ERNST ZIEGLER	" 1898
103) Dr. phil. ZSCHIMMER	" 1900
104) Dr. RICHARD ZSIGMONDY, Privatgelehrter	" 1897

**Karsten, Dr. George, a. o. Professor der Botanik an der Universität Bonn, Lehrbuch der Pharmakognosie des Pflanzenreiches.**

Für Hochschulen und zum Selbstunterricht mit Rücksicht auf das neue Deutsche Arzneibuch. Mit 528 Abbildungen im Text. 1903. Preis: 6 Mark, gebunden 7 Mark.

**Karsten, Dr. G., Professor an der Universität Bonn und Darmstadt, Vegetationsbilder. Schenck, Dr. H., Professor an der Technischen Hochschule**

Unter dem Namen „Vegetationsbilder“ erscheint hier eine Sammlung von Lichtdrucken, die nach sorgfältig ausgewählten photographischen Vegetationsaufnahmen hergestellt sind. Verschiedenartige Pflanzenformationen und Genossenschaften möglichst aller Teile der Erdoberfläche in ihrer Eigenart zu erfassen, charakteristische Gewächse, welche der Vegetation ihrer Heimat ein besonderes Gepräge verleihen, und wichtige ausländische Kulturpflanzen in guter Darstellung wiederzugeben, ist die Aufgabe, welche die Herausgeber sich gestellt haben.

Der Preis für das Heft von 6 Tafeln ist auf 2.50 Mark festgesetzt worden unter der Voraussetzung, dass alle Lieferungen bezogen werden. Einzelne Hefte werden mit 4 Mark berechnet.

Für diese erste Reihe sind folgende Hefte in Aussicht genommen:

Heft 1. Taf. 1—6. Südbrasilien	Heft 5. Taf. 25—30. Südwest-Afrika
Heft 2. „ 7—12. Malayischer Archipel	Heft 6. „ 31—36. Monokotylenbäume
Heft 3. „ 13—18. Tropische Nutzpflanzen	Heft 7. „ 37—42. Strandveget. Brasiliens
Heft 4. „ 19—24. Mexikanischer Wald und Tropen und Subtropen	Heft 8. „ 43—48. Mexikanische Cacteen-, Agaven- und Bromeliaceen-Vegetation

Heft 1 und 2 liegen fertig vor.

Inhalt:

Erstes Heft:	Zweites Heft:
H. Schenck, Vegetationsbilder aus Südbrasilien	G. Karsten, Vegetationsbilder aus dem Malayischen Archipel
Taf. 1. Trop. Regenwald b. Blumenau, S.-Cath.	Taf. 7. Nipoformat. b. Tandjoeng Prioeck, Java
Taf. 2. Trop. Regenwald „ „ „	Taf. 8. Trop. Regenwald bei Tjibodas, Java
Taf. 3. Cocos Romanzoffiana „ „	Taf. 9. Baumfarn des tropischen Regenwaldes bei Tjibodas, Java
Taf. 4. Cecropia adenopus (Ameisenbäume) „ „	Taf. 10. Strasse in Amboina, Molukken
Taf. 5. Epiphytenvegetation „ „	Taf. 11. Tropischer Regenwald auf Hitoe-Amboina, Molukken
Taf. 6. Araucarienwald, Hochland von Parana.	Taf. 12. Strasse in Ternate Molukken

**Küster, Dr. Ernst, Dozent für Botanik an der Universität zu Halle a. S., Pathologische Pflanzenanatomie. In ihren Grundzügen dargestellt.**

Mit 121 Abbildungen im Text. 1903. Preis: 8 Mark.

**von Lenhossék, Dr. M., o. Prof. der Anatomie in Budapest, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. 1902.**

Preis: 2 Mark.

**Link, Dr. G., o. ö. Professor für Mineralogie und Geologie an der Universität Jena, Tabellen zur Gesteinskunde für Geologen, Mineralogen, Bergleute, Chemiker, Landwirte und Techniker. Mit 3 Tafeln. 1902.**

Preis: 2 Mark.

**Mach, Dr. E., em. Professor an der Universität Wien, Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. Mit 36 Abbildungen. Vierte vermehrte Auflage. 1903. Preis: brosch. 5 Mark, geb. 6 Mark.**

Neues Wiener Abendblatt Nr. 269 vom 1. Oktober 1900:

... Die mit immer grösserer Kraft auftretende Einsicht, dass alles Wissen solidarisch ist und einen Kosmos bildet, wie die Natur selbst, trägt den Blütenstaub der Erkenntnis von Garten zu Garten. Die Früchte der Annäherung sind auch schon in grosser Zahl vorhanden, und eine ihrer markantesten und schönsten ist ohne Zweifel das vor kurzer Zeit in dem Jenenser Verlag von G. Fischer erschienene Buch: „Die Analyse der Empfindungen“ von Ernst Mach.

**Naturwissenschaftliche Wochenschrift** einschliesslich der Zeitschrift  
„Die Natur“ (Halle a. S.) seit 1. April 1902. „Organ der deutschen Gesellschaft für volkstümliche Naturkunde in Berlin.“ Herausgegeben von Prof. Dr. **H. Potonié** und Oberlehrer Dr. **F. Koerber** in Grosslichterfelde-W. bei Berlin. Preis: vierteljährlich 1 Mark 50 Pf.

Trotz des reichen Inhalts der Zeitschrift ist der Preis so billig angesetzt worden, um jedem zu ermöglichen, eine naturwissenschaftliche Zeitschrift selbst zu halten. Probenummern sind durch jede Buchhandlung oder von der Verlagsbuchhandlung unentgeltlich zu beziehen.

**Riedel**, Prof. Dr. B., Direktor der chirurgischen Klinik zu Jena, **Die Pathogenese, Diagnose und Behandlung des Gallensteinleidens.** Mit 27 Abbildungen. Erweiterter Abdruck aus dem „Handbuch der Therapie innerer Krankheiten“ herausgegeben von Penzoldt und Stintzing. 1903. Preis: 3 Mark 60 Pf.

**Skutsch**, Dr. Felix, Professor an der Univers. Jena, **Geburtshilfliche Operationslehre.** Mit 145 Abbildungen im Text. 1901. Preis: brosch. 8 Mark, geb. 9 Mark.

**Schneider**, Dr. Karl Camillo, Privatdozent an der Universität Wien, **Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere.** Mit 691 Abbildungen im Text. 1902. Preis: 24 Mark.

**Weber**, Max, Professor in Amsterdam, **Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt.** Nach einem Vortrag auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Karlsbad am 22. Sept. 1902 gehalten, in erweiterter Form herausgegeben. Mit einer Karte. 1903. Preis: 1 Mark.

**Weismann**, Prof. August, **Vorträge über Descendenztheorie**, gehalten an der Universität Freiburg i. B. Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren. 2 Bände. 1902. Preis: 20 Mark, elegant geb. 22 Mark 50 Pf. Frankfurter Zeitung No. 287 vom 16. Okt. 1902:

Wenn ein Naturforscher von der Bedeutung Weismanns, der während eines langen Lebens über die tiefsten Probleme der Biologie geforscht, gedacht und geschrieben hat, ein umfangreiches Werk über die Abstammungslehre erscheinen lässt, so sollte dies nicht nur die Fachgelehrten angehen, sondern es sollte ein Ereignis für die ganze gebildete Welt sein.

**v. Wettstein**, Dr. Richard, Professor an der Universität Wien, **Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus.** Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der 74. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad am 26. September 1902. Mit Anmerkungen und Zusätzen. 1902. Preis: 1 Mark.

**Ziegler**, Dr. Heinrich Ernst, Professor an der Universität Jena, **Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie.** Vortrag gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg am 26. Sept. 1901, mit Anmerkungen und Zusätzen herausgegeben. 1902. Preis: 1 Mark 50 Pf.

— **Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere** in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. 1902. Preis: 10 Mark, gebd. 11 Mark.

**Ziehen**, Dr. Th., Prof. in Utrecht, **Leitfaden der Physiologischen Psychologie in 15 Vorlesungen.** Mit 28 Abbildungen im Text. Sechste teilweise umgearbeitete Auflage. 1902. Preis: 5 Mark, geb. 6 Mark.



Fig 1

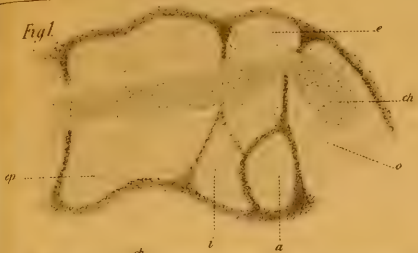


Fig 2



Fig 8

Fig 6



Fig 7

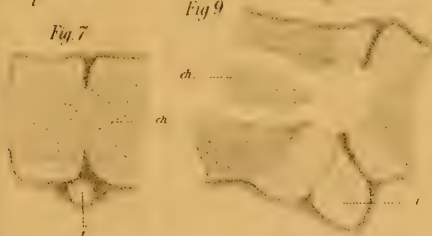


Fig 9

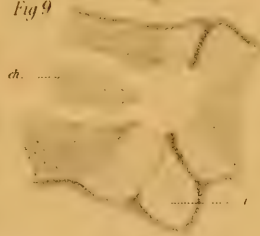


Fig 3

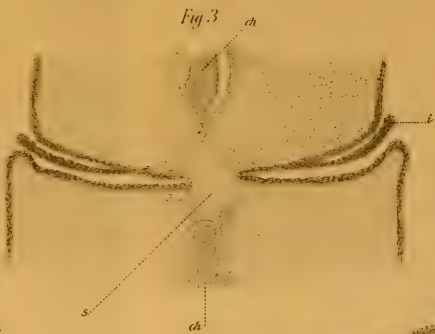


Fig 5

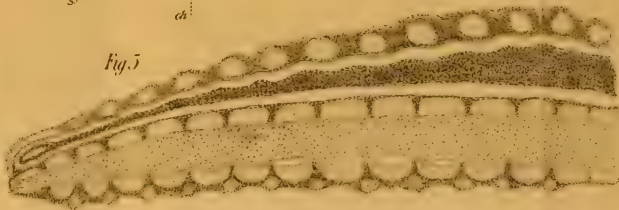
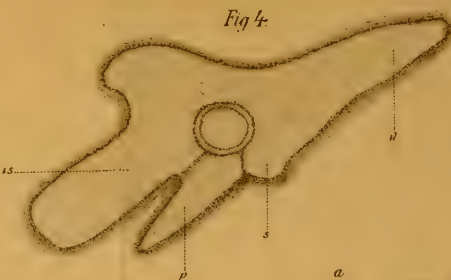


Fig 4



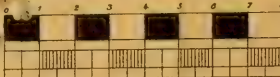
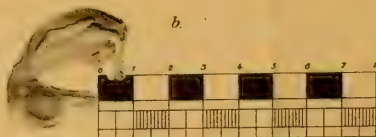
a



Fig 10



b



d

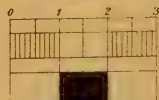
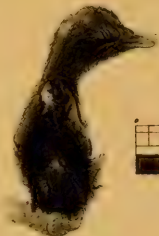




Fig 1



Fig 2

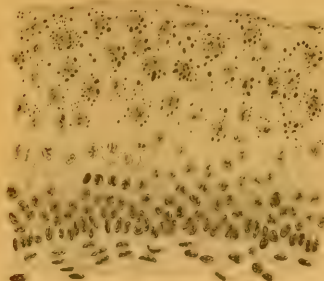


Fig 3

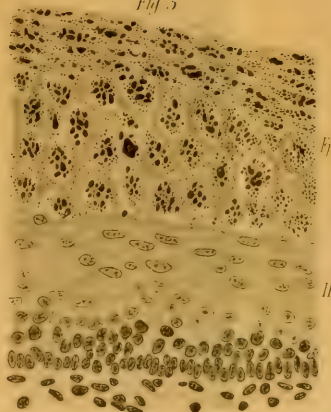


Fig 6

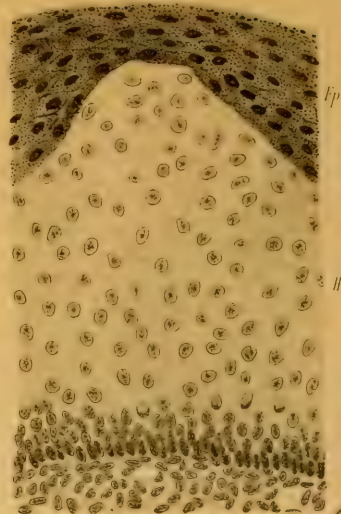


Fig 10

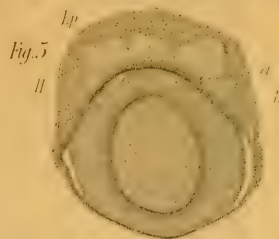
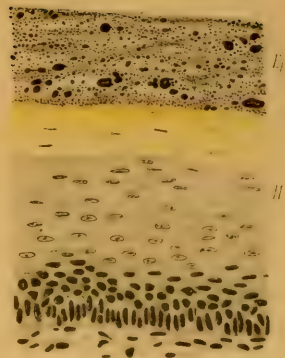


Fig 5

Fig 8



Fig 11

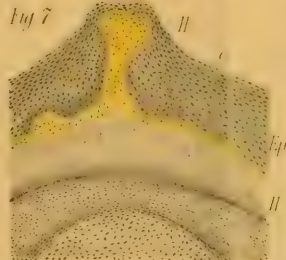
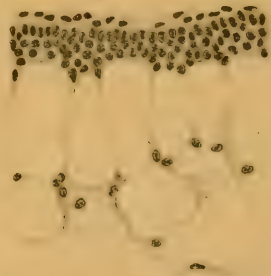


Fig 7

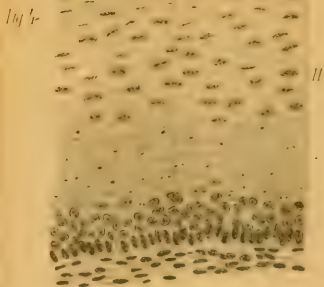


Fig 4





Fig 12

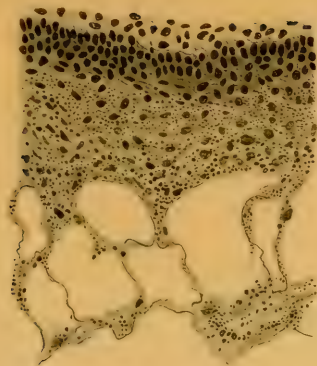


Fig 13

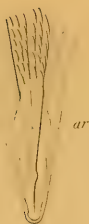


Fig 14

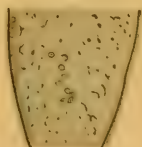


Fig. 15.











1.

2.

3.

4.

5.

6.

7.

8.

9.

S'

S'

S'

S'

S'

P'

P'

P'

P'

P'

10.

11.

12.

13.

A B

A

A E

A B

P'

P'

P'

P'









15.



A B

P

P

19.



A B

P

22.



P

A

B

16.



A B

P

20.



A B

P

P

25.



A

S

P

17.



A B

18.



A B

P

21.



A B

P

24.



A B

A B

M

P

A B









25.



S'

S'

R'

P'

P'

26.



27.



28.



29a.



29b.



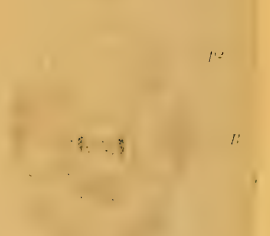
30.



31.



32a.



32b.



33.



R. K.

P'

P'

P'

A

A















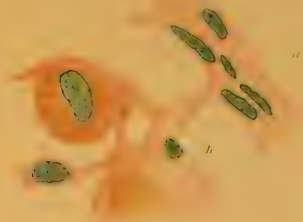




1.

2.

3.



a

b



7.

4.

5.



a

6.



8.



9.



11.



10.











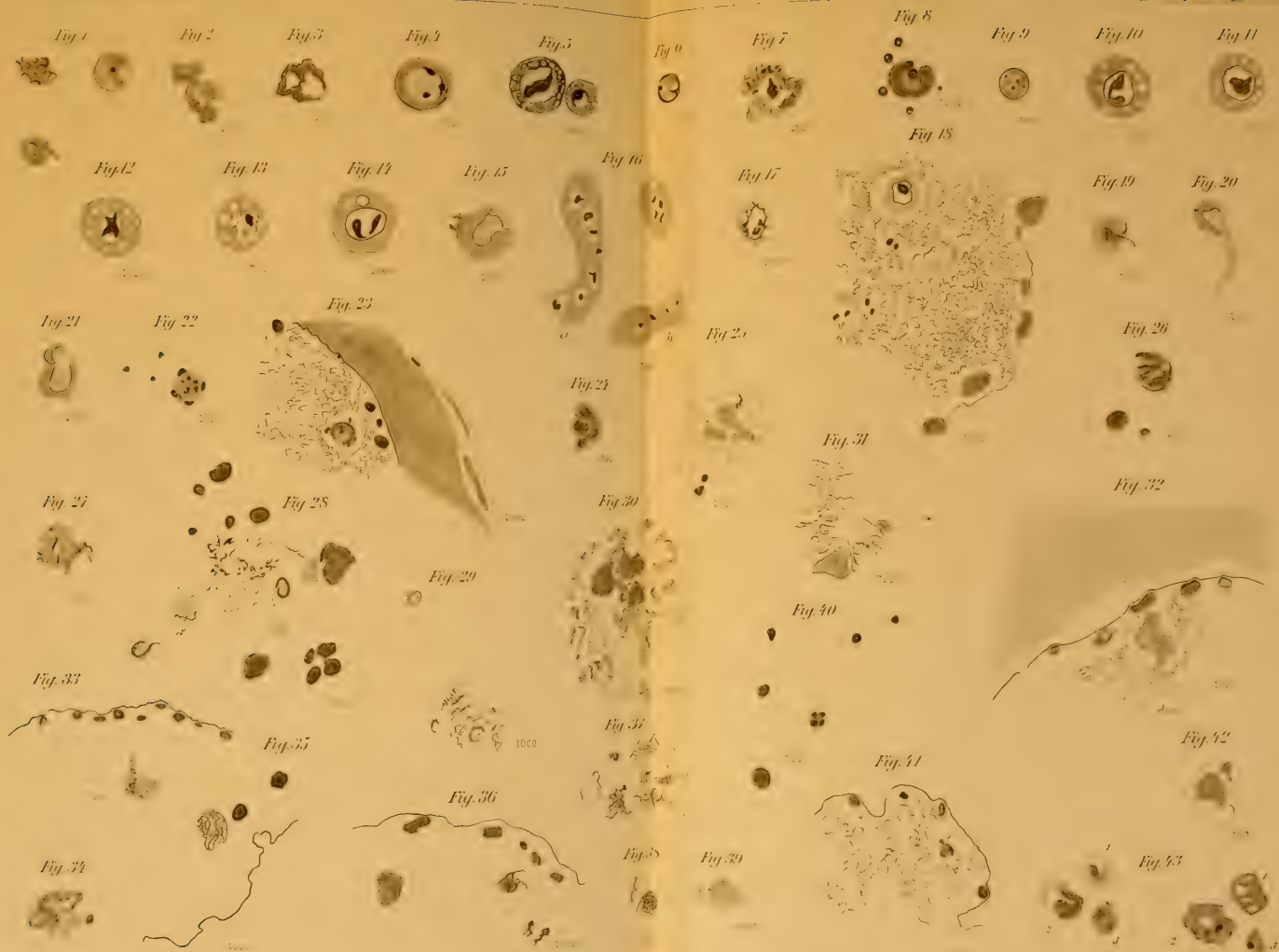










Fig. 34



Fig. 45



Fig. 46



Fig. 47



Fig. 48

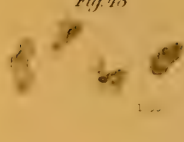


Fig. 49



Fig. 50



Fig. 51

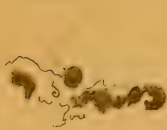


Fig. 52



Fig. 53

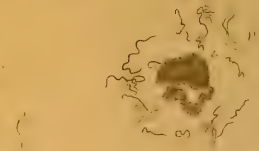


Fig. 54



Fig. 55



Fig. 56

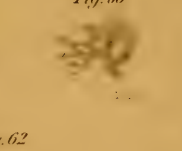


Fig. 57



Fig. 58



Fig. 59



Fig. 60



Fig. 61

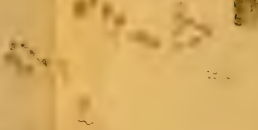


Fig. 62



Fig. 63



Fig. 64



Fig. 65



Fig. 66



Fig. 67



Fig. 68



Fig. 69



Fig. 70

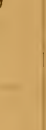


Fig. 1a



Fig. 2a



Fig. 3a



Fig. 4a

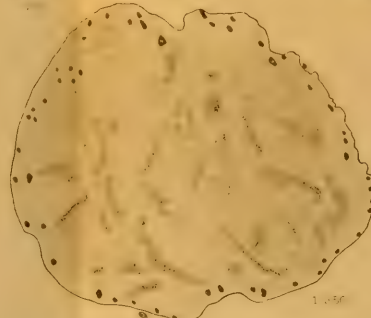


Fig. 5a

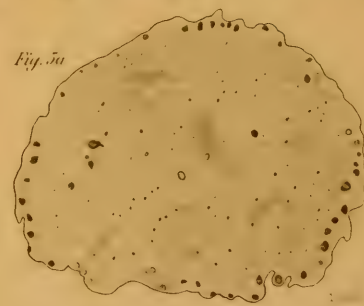










Fig. 6a

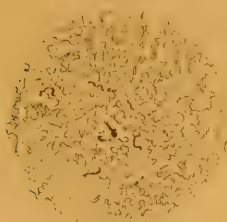


Fig. 7a

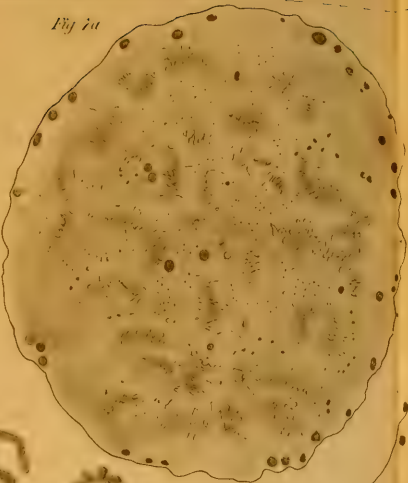


Fig. 13a



Fig. 16a



Fig. 8a



Fig. 11a

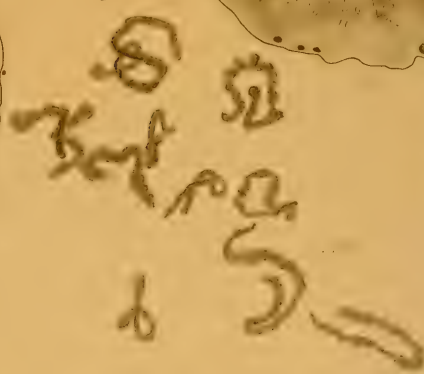


Fig. 15a

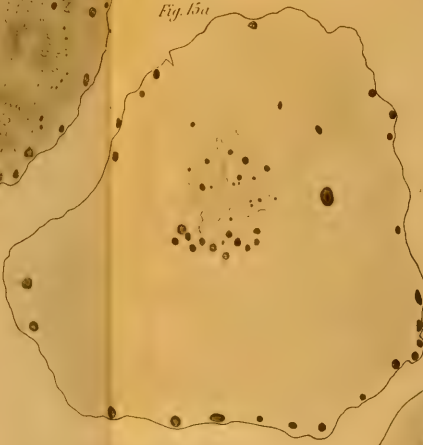


Fig. 14a

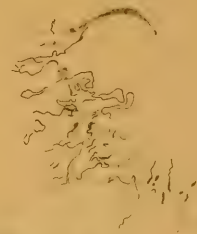


Fig. 17a



Fig. 9a

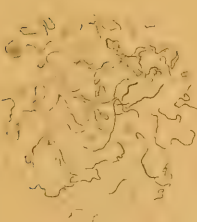
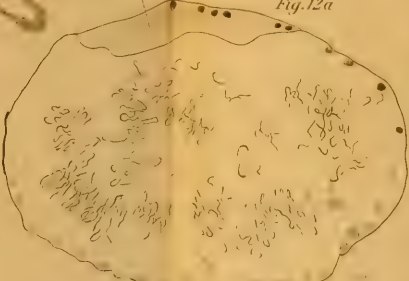


Fig. 10a



Durch Schrägung zuweilen ganzes Keimbläschen

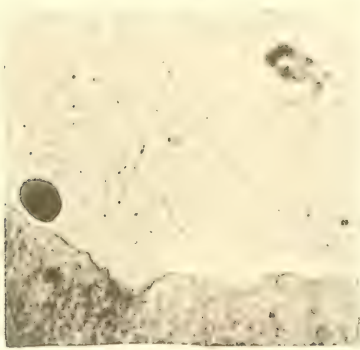
Fig. 12a





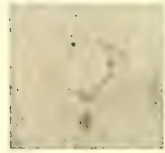


No. 1.



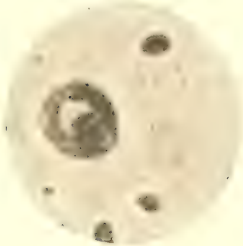
1 : 750

No. 2.



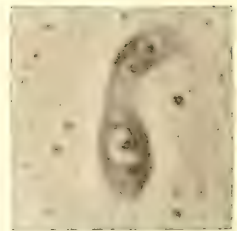
1 : 670

No. 5.



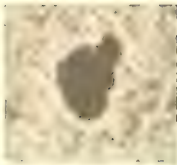
1 : 750

No. 6.



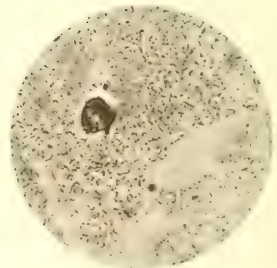
1 : 750

No. 9.



1 : 750

No. 10.

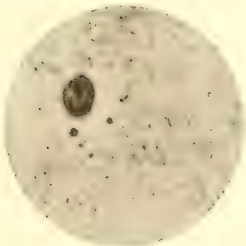


1 : 440

Autor photogr.

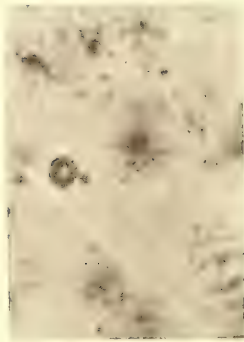


No. 3.



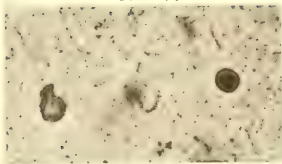
1 : 750

No. 4.



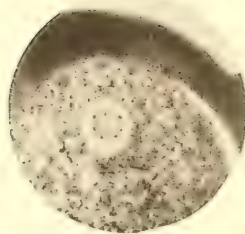
1 : 750

No. 7.



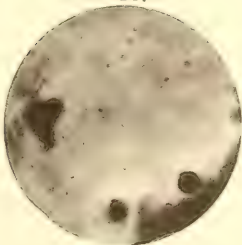
1 : 750

No. 8.



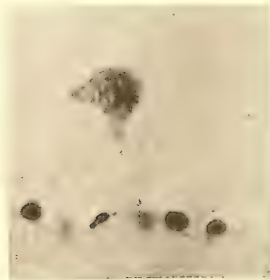
1 : 580

No. 11.



1 : 360

No. 12.



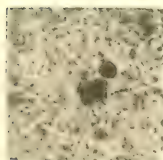
1 : ca 750

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.



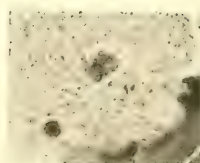


No. 13.



1 : 320

No. 14.



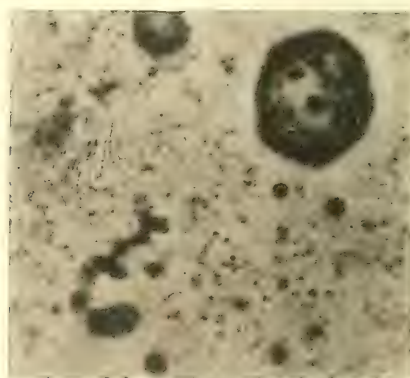
1 : 530

No. 17.



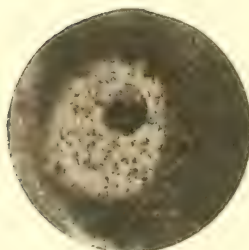
1 : 750

No. 18.



1 : 1500

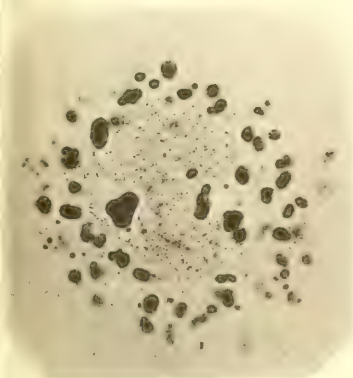
No. 21a.



1 : 580

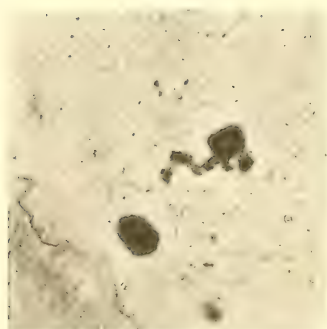


No. 15.



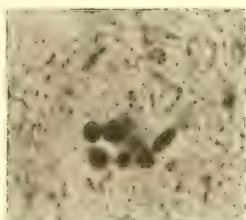
1 : 360

No. 16.



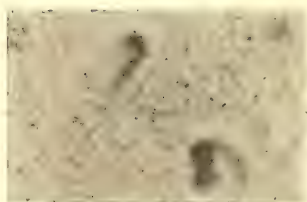
1 : 750

No. 19.



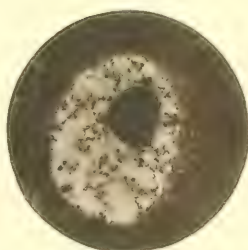
1 : 1500

No. 20.



1 : 1500

No. 21b.



1 : 580

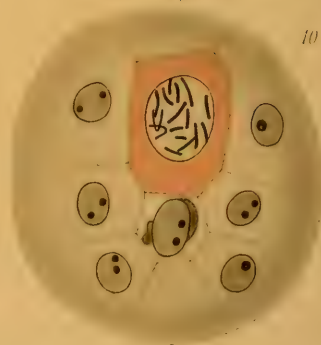
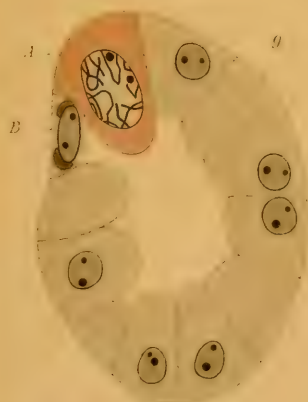
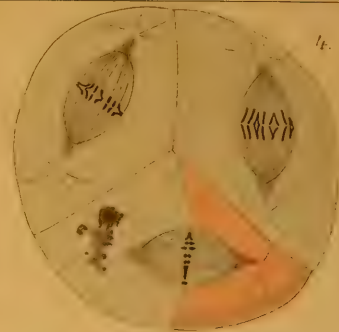
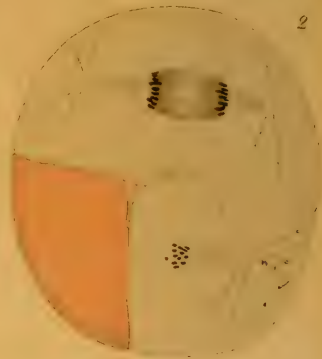
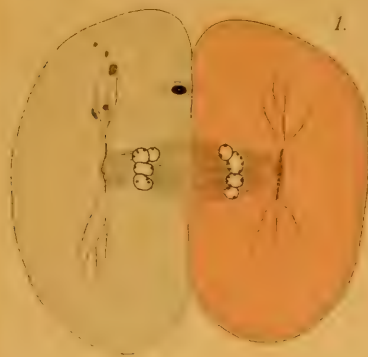
Crayondruck von J. B. Obernetter, München.











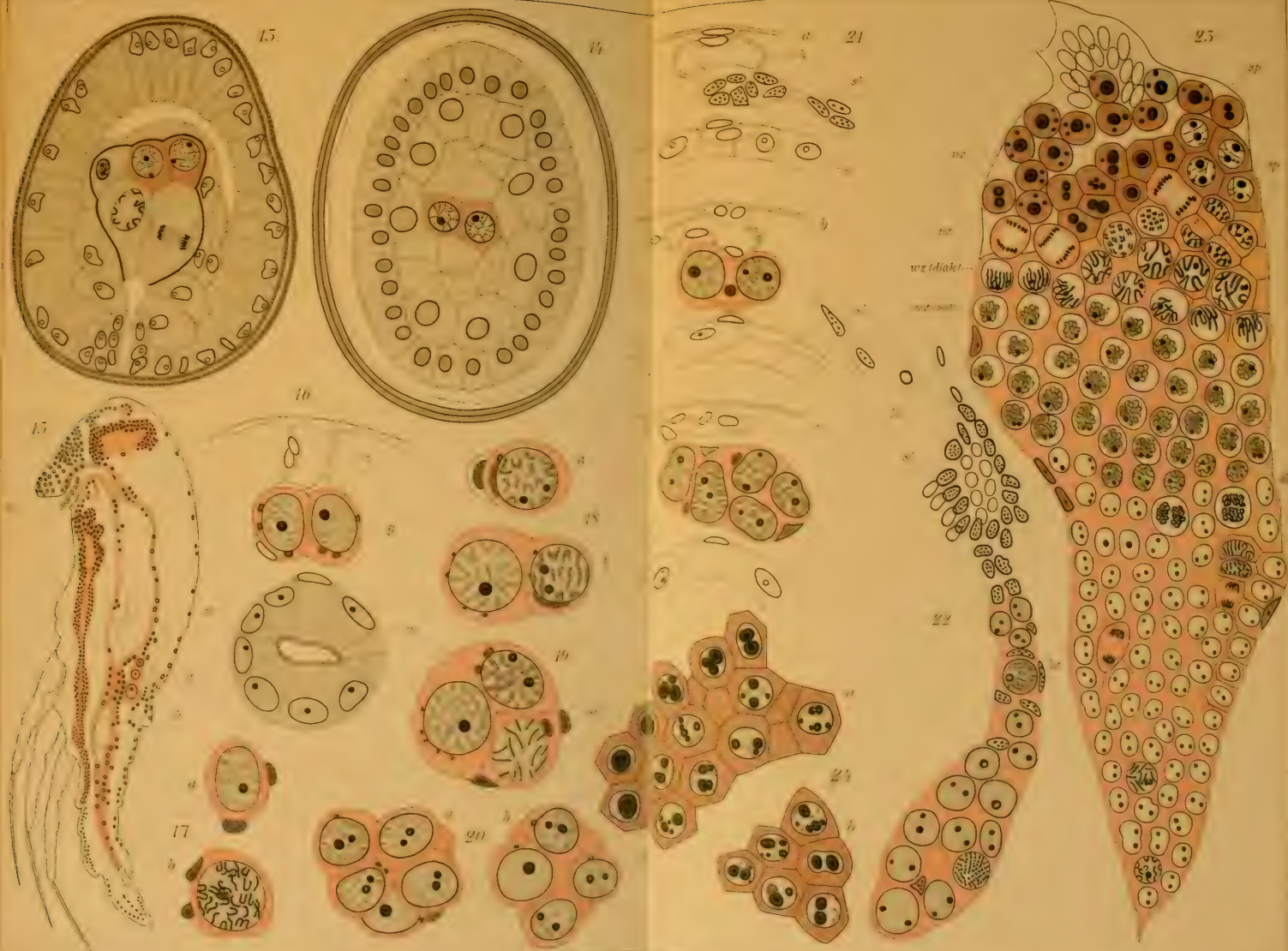
Dr. v. J. Arndt, Jena.

















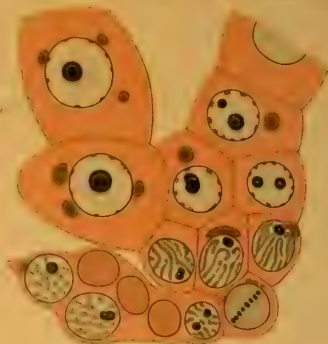


25



Ab

Ab



26

27



a

50

b



28

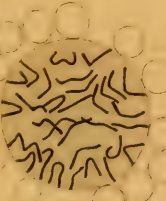


a 51

b



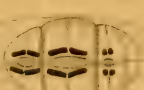
29



a

52

b



53



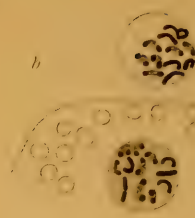
54



33

a

b



a

56

b



a

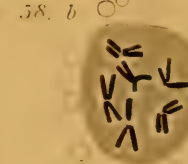
57

b



a 58

b





59



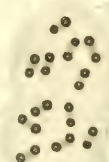
60



61



62











9a.



10.



11.



12.



9b.



13.



14.



15.



16.

a

b







17.



18.



19.



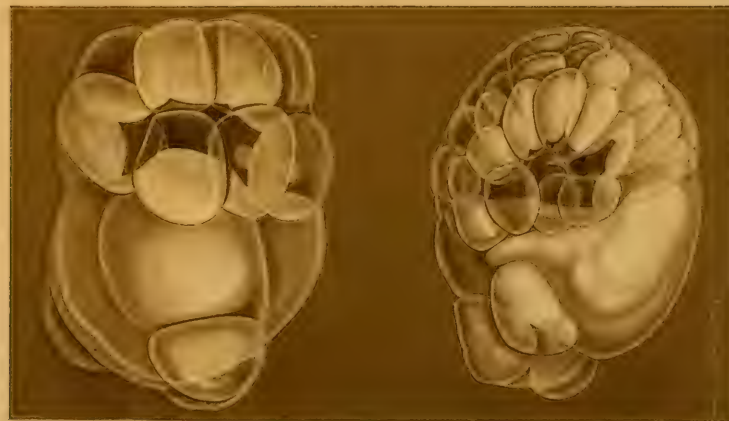
20.



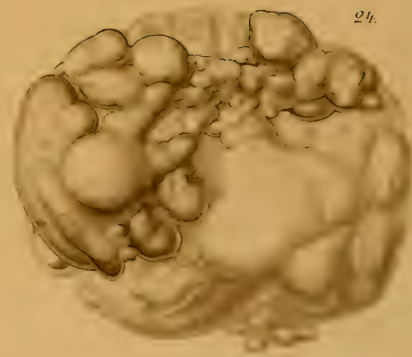
21.



22.

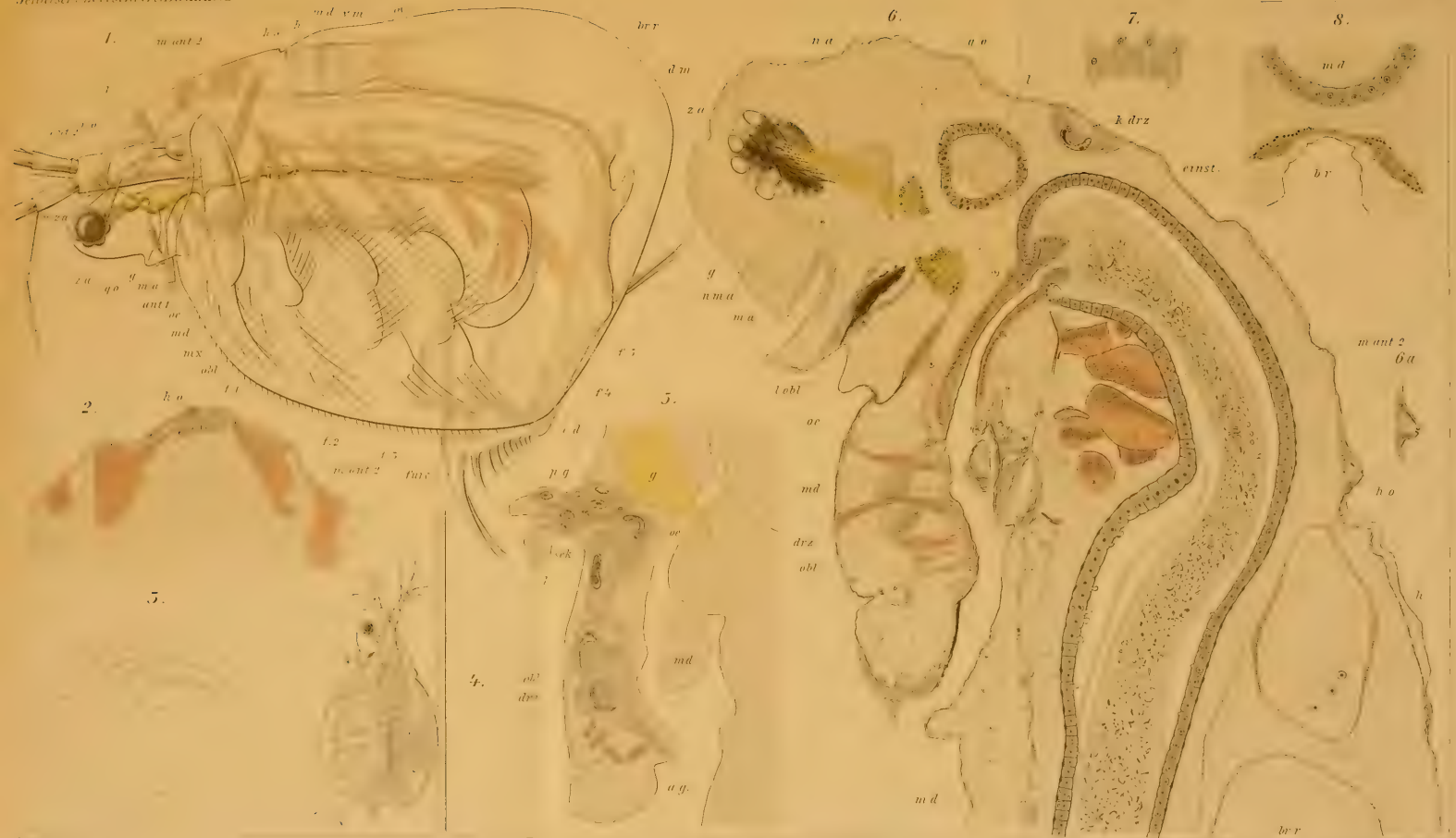


23.



24.

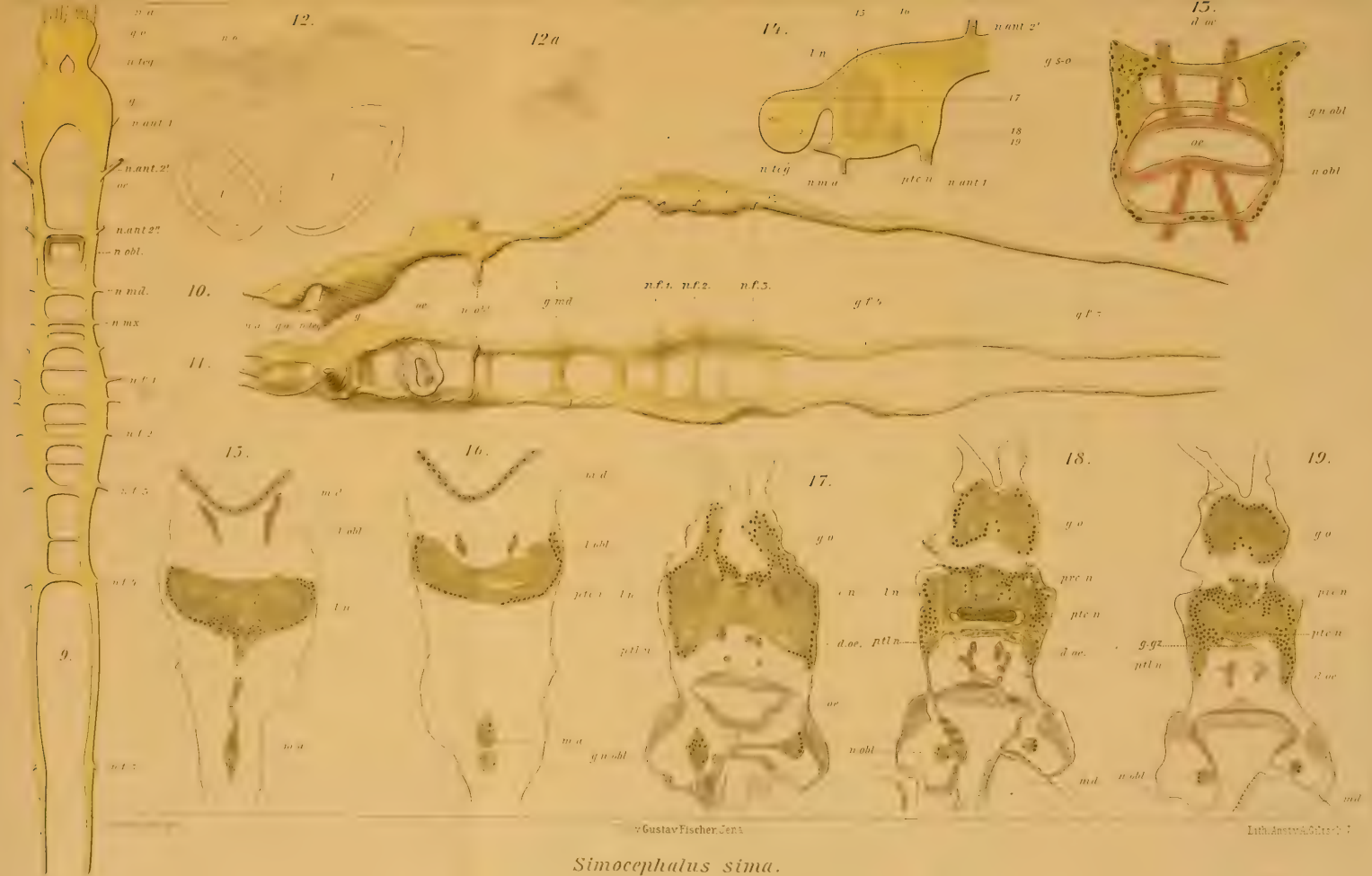




*Simocephalus sima.*







Gustav Fischer, Jena

Lith. Anstalt v. Schöner

*Simocephalus sima.*









f  
g



Fig. 1.

dorsal



ventral

Querschnitt durch den vordern Teil des Pharynx (vor der Gehirncommissur)

Fig. 2.

dorsal



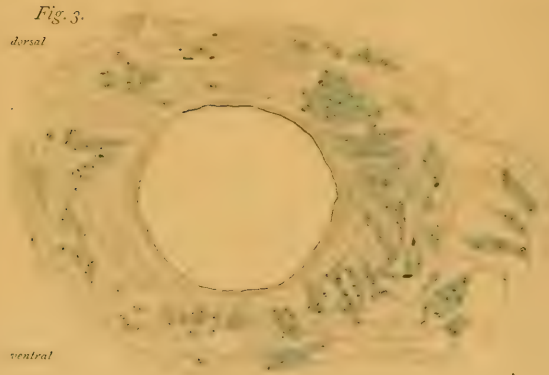
ventral

tangentiell ange-  
schnittene Wan-  
dung der Mund-  
höhle

Querschnitt durch den mittleren  
Teil des Pharynx

Fig. 3.

dorsal



ventral

Querschnitt durch den Anfangsteil des Oesophagus

Schematisches Übersichtsbild des  
Pharynxnervensystems in der Seitenansicht

Fig. 5.

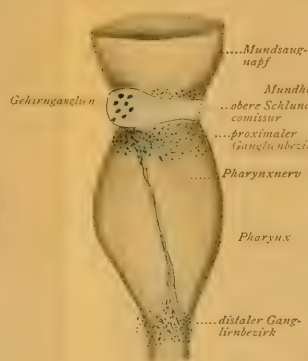
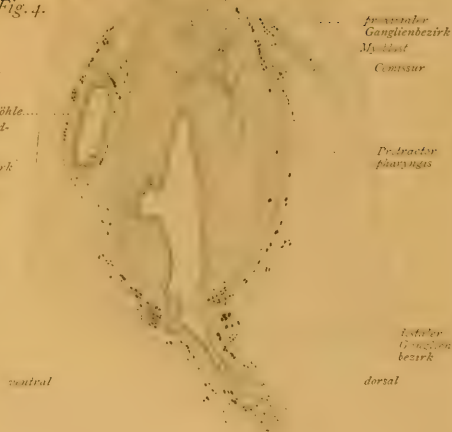


Fig. 4.



proximaler  
Ganglienbezirk  
Myeloid  
Commissur

Protractor  
pharyngis

distaler  
Ganglien-  
bezirk

dorsal

Sagittalschnitt









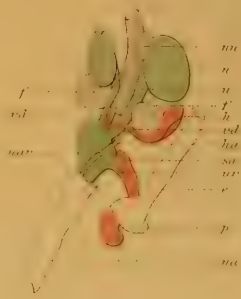
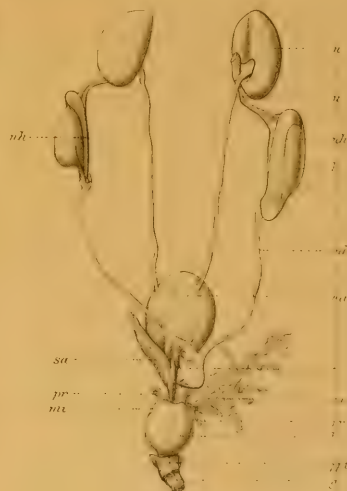
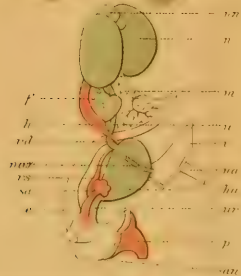








Fig. 1a.



Fig. 4.



Fig. 6a.



Fig. 9.



Fig. 11a.



Fig. 3a.



Fig. 6b.



Fig. 10.



Fig. 2.



Fig. 5b.



Fig. 7.



Fig. 11.



Fig. 3.



Fig. 5c.



Fig. 8.



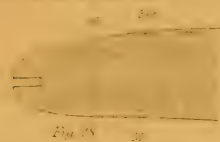
Fig. 12.



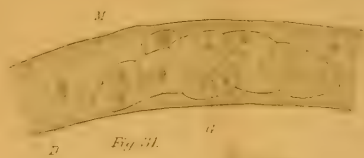








*Fig. 28.*



*Fig. 31.*



*Fig. 36.*



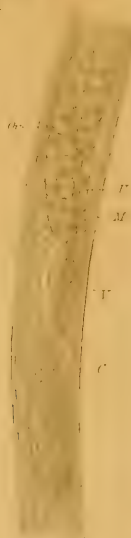
*Fig. 37.*



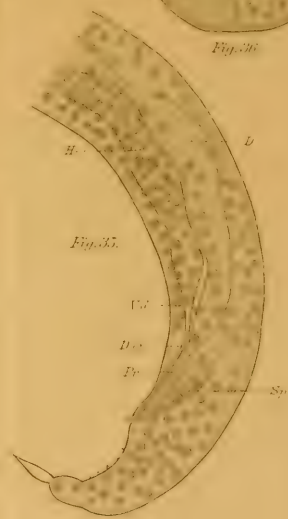
*Fig. 30.*



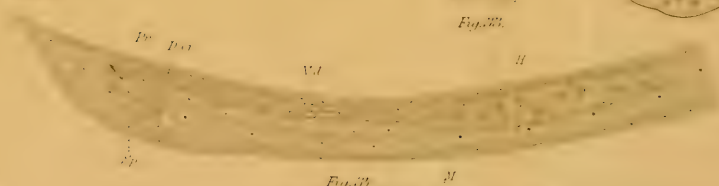
*Fig. 32.*



*Fig. 33.*



*Fig. 35.*



*Fig. 34.*



*Fig. 38.*

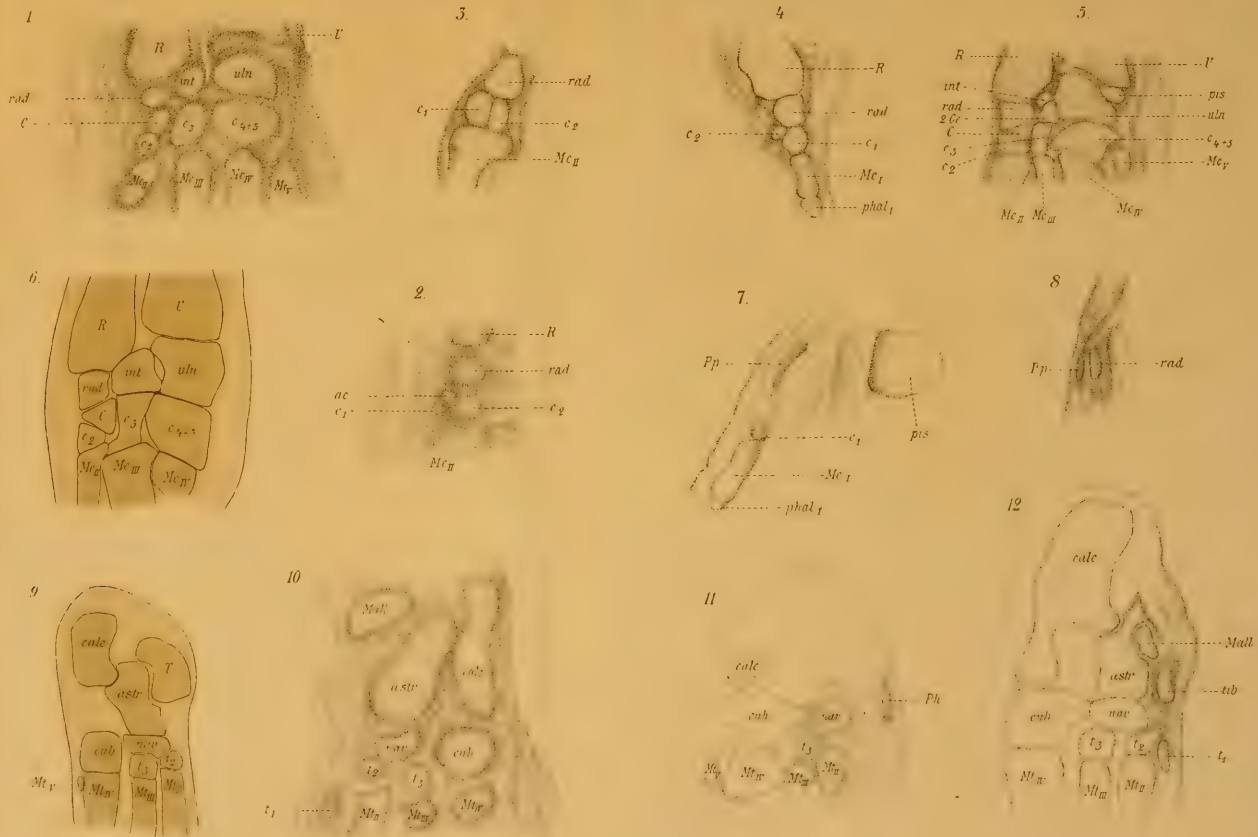


*Fig. 39.*



*Fig. 40.*



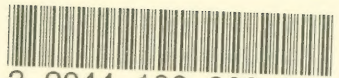












3 2044 106 263 064

## Date Due

~~31 Jan '51~~



